ISSN[e] 2244-8888

Pittieria

LA REVISTA DEL DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA Y CIENCIAS BÁSICAS

FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y AMBIENTALES. UNIVERSIDAD DE LOS ANDES

43

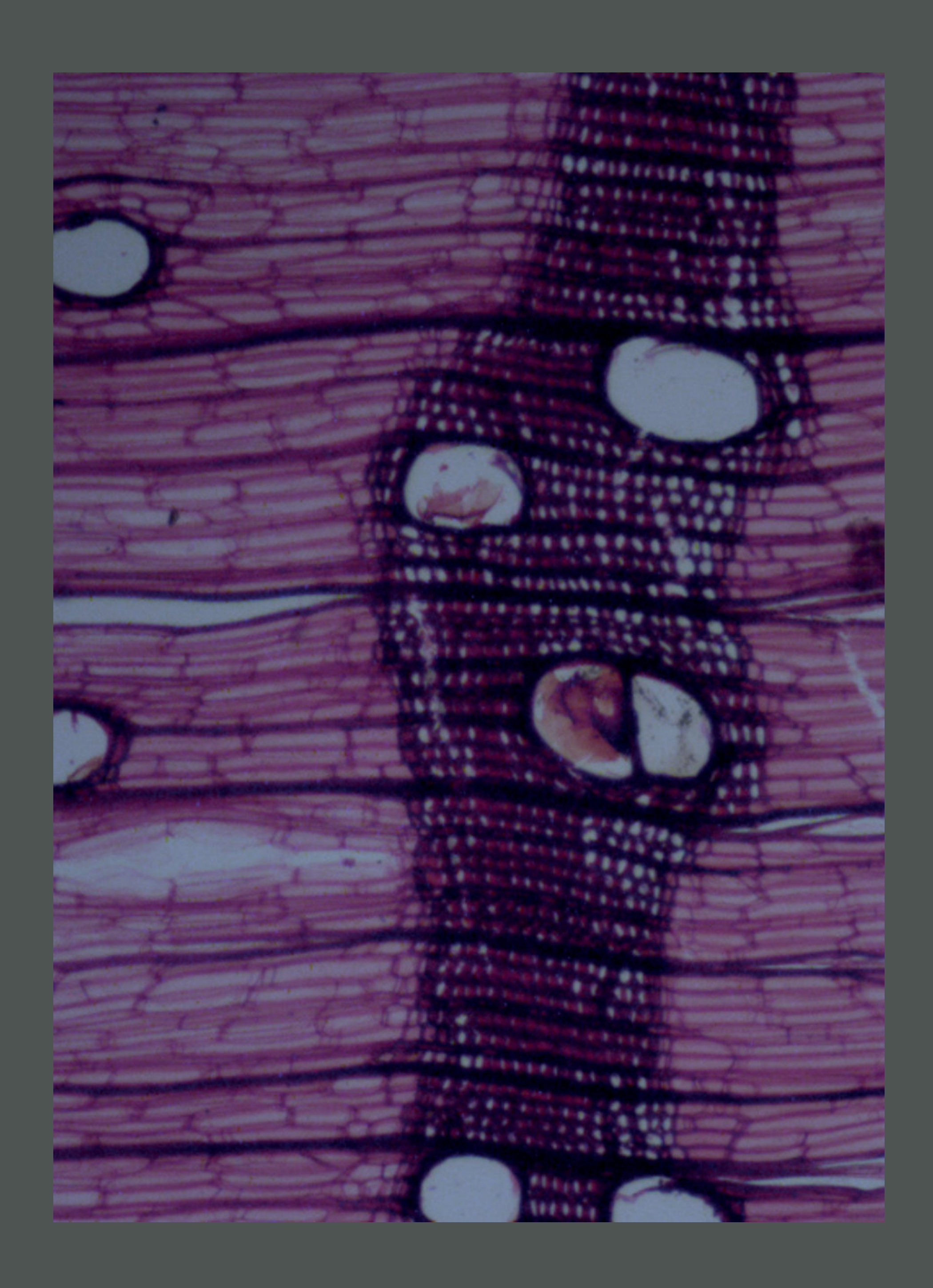
ENERO-DICIEMBRE

2019 Año XLVII



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES

VENEZUELA



ISSN[e] **2244-8888**

Pittieria

43

ENERO-DICIEMBRE
2019 Año XLVII

Revista del Departamento de Botánica y Ciencias Básicas de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes (Mérida, Venezuela), fue creada con el fin de divulgar las investigaciones de los miembros de la institución y abierta a contribuciones de investigadores externos. Publica artículos científicos y notas técnicas de todos los campos de la botánica; haciendo énfasis en Investigaciones realizadas en Venezuela. Es una publicación anual editada en formato impreso y digital; en este último caso es de acceso libre a través: http://www.saber.ula.ve/pittieria/ http://erevistas.saber.ula.ve/index.php/pittieria/

REVENCYT RVP001. LATINDEX. Periódica (UNAM, México)

El intercambio es bienvenido
Exchange is accepted
Der Austausch ist willkommen
Les échanges sont bienvenus

ISSN 0554-2111 (impreso)
ISSN 2244-8888 (electrónico)
Depósito Legal pp 196702ME558

Este número ha sido publicado gracias al apoyo de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

DIRECCIÓN
Departamento de Botánica y Ciencias Básicas Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales Conjunto Forestal, Edificio Principal. Universidad de Los Andes. Avenida Principal Chorros de Milla, Mérida 5101, Venezuela.
Tel.: +58 274 2401526. pittieria@ula.ve



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
VENEZUELA

ISSN[e] 2244-8888

Pittieria

43

ENERO-DICIEMBRE
2019 Año XLVII

Contenido

Editorial

Artículos



Editorial

PERCEPCIÓN DE LA BIOTECNOLOGÍA EN UNA SOCIEDAD QUE CRECE Y CAMBIA

por

DIEGO DIAMONT-PÉREZ

Esta editorial no pretende dar una cátedra acerca de biotecnología, simplemente invita al lector para que reflexione en relación a algunos aspectos éticos, socio-económicos y políticos, procurando mantener siempre el enlace con el desarrollo de las *biotecnologías*, su evolución y sus posibles impactos sociales y económicos. En la actualidad cuando se habla de biotecnología y de los avances más importantes de este campo floreciente de las ciencias y las tecnologías de la vida, frecuentemente hacemos referencia a procesos que involucran técnicas de ingeniería genética, como la transgénesis, los marcadores moleculares, el cultivo de células y tejidos para la producción de metabolitos de interés médico, entre otros. En el año 2006 los cultivos genéticamente modificados alcanzaron los 100 millones de hectáreas en todo el mundo. Años más tarde se logró la secuenciación del genoma de la papa realizada por un grupo de científicos de 14 países. Sin embargo, es importante mencionar que la biotecnología en su sentido más amplio, es el empleo de organismos vivos y sus productos para obtener un bien o servicio, por lo que siempre ha formado parte de la vida cotidiana de los seres humanos, desde mucho antes que recibiera el nombre con el que se le conoce actualmente. Así pues, podemos afirmarlo con base en la fabricación de cerveza en el reinado de Nabucodonosor 5.000 años atrás, y no fue sino hasta 1996 cuando se reporta la secuenciación del genoma completo de la levadura *Saccharomyces cerevisiae*, utilizada comúnmente para la fabricación del vino, el pan y la cerveza. En este punto es importante señalar que siempre hacemos referencia a hallazgos científicos emblemáticos dejando a un lado e incluso se evitan mencionar por diferentes razones e intereses, de muchos de los eventos que han sido trascendentales para el avance tecnológico en todos los aspectos del que hacer científico. Los arqueólo-

gos han hallado indicios en culturas ancestrales incluyendo a los chinos, los egipcios, los griegos y romanos, lugares donde realizaban actividades agropecuarias, el procesamiento de plantas para uso medicinal, la preparación de pan, cerveza, yogurt, queso y extracción de numerosos derivados de la soya. El ritmo del descubrimiento científico se acelera con el renovado interés en las ciencias a partir del siglo XV hasta nuestros días, personalidades como Leonardo Da Vinci, Galileo Galilei, Copernico, Zacharias Janssen, Isaac Newton, Robert Hooke, Edward Jenner, Antón van Leeuwenhoek, Charles Darwin, Gregor Mendel, Luis Pasteur y Robert Koch, sólo por nombrar algunos, aportaron sus conocimientos que se expandieron a través de varias disciplinas del arte, la ciencia y la medicina. A medida que los conocimientos fueron aumentando, los procesos comenzaron a perfeccionarse. Uno de los experimentos más importantes en la historia de la medicina a finales del siglo XVIII, fue el realizado por el médico inglés Edward Jenner quien desarrolló la primera vacuna tras inyectar a un niño con el virus de la viruela bovina para inmunizarlo y prevenir la enfermedad letal producida por la cepa de viruela humana. Un dato curioso en el campo de la virología refiere al descubrimiento hecho en 1892 por Dimitri Ivanovsky y su equipo, quienes descubren al agente etiológico causal del mosaico del tabaco (TMV). Éstos reportaron que es transmisible y puede atravesar filtros que retienen a las bacterias más pequeñas. Esos "agentes" se denominaron años después virus. A partir de éste y otros hechos ocurridos comienza a fundamentarse el desarrollo de la microbiología como ciencia experimental y a partir de estas bases se logró aprobar en 1982, la comercialización del primer producto de la biotecnología moderna el cual se trató de la insulina humana recombinante producida en bacterias obtenido a partir de estudios de ingeniería genética. Este triunfó científico, en el cual un gen modificado por el hombre fue utilizado por primera vez para producir una proteína humana en la bacteria *E. coli*, se consideró clave para la producción de enzimas, fármacos, reactivos de diagnóstico, entre otras herramientas que ayudaron a mejorar la calidad de vida en la sociedad humana. Si abordamos específicamente el campo de biología celular, en 1961 Marshall Nirenberg construye una hebra de ARNm formada únicamente por varias copias de la base uracilo, quien descubre que el triplete de bases uracilo codifica para el aminoácido fenilalanina. Este fue el primer paso en el descifrado del código genético, para que cinco años más tarde el mismo Nerenbert, conjuntamente con Mathaei y Ochoa, demostraron que una secuencia de tres bases nucleotídicas determina cada uno de los 20 aminoácidos principales. Vale la pena hacer mención acerca de un estudio realizado a una familia en Venezuela con la enfermedad de Huntington, mejor conocida como "mal de San Vito", en el que se pudo demostrar un patrón distinto y característico de RFLP (un tipo de marcador molecular) en todos los individuos enfermos. Este resultado llevó al desarrollo de un test de diagnóstico basado en dicha metodología. Por otra parte, con este mismo método fue posible revelar patrones característicos de las enfermedades hereditarias fibrosis quística y distrofia muscular. En la década de los años 80 ocurrieron eventos muy significativos en cuanto a biotecnología se refiere y en el ámbito agrícola se presentaron muchos avances EE.UU y algunos países europeos, quienes fijaron posición realizando por primeva vez ensayos a campo abierto, utilizando plantas transgénicas de soya, arroz y tomate resistentes a insectos, virus y bacterias. En esta última estrategia utilizaron una proteína de la bacteria *Bacillus thu-*

*ringiensi*s, la cual tiene la capacidad de matar insectos fitófagos en fase larval. De igual forma se aprueba la liberación del tabaco transgénico, siendo este el primer cultivo modificado por ingeniería genética. Más adelante en los años 90 continuaron otros estudios vinculados con los cultivos de trigo y algodón, inclusive en la producción animal se crea la primera vaca transgénica que producía proteínas humanas en su leche para formulas infantiles. Por otro lado, la FDA aprueba el primer agente terapéutico basado en la estrategia de ácido nucleico antisentido, un medicamento denominado Fomivirsen, que se emplea como agente antiviral para el tratamiento de la retinitis causada por el citomegalovirus (CMV) en pacientes cuyo sistema inmune está comprometido, como por ejemplo los portadores del VIH o en personas inmunosuprimidas a consecuencia del tratamiento con quimio o radioterapia.

El progreso tecnológico y científico al que podamos continuar llegando en la actualidad, dependerá no solamente de la interrelación de las diferentes ramas nacientes de la biología, como son la nanotecnología y la biotecnología, sino de otras áreas del estudio como son la información y la cognición (NBIC). Estas disciplinas diferentes, pero vinculantes, han permitido condensar un universo de conocimientos generados durante las tres últimas décadas. Paralelamente con la creación del primer circuito integrado en el ámbito de las ciencias de la computación, lo que está estrechamente vinculado al mundo subatómico y a la formación del universo, es factible pensar que todo ésto permitirá la construcción de nuevos materiales, la erradicación de enfermedades, el descubrimiento y utilización de energías renovables, entre muchos otros conocimientos que incidirán positivamente en la sociedad en general.

ISSN [e] 2244-8888

Pittieria
43
ENERO-DICIEMBRE 2019 *págs. 8-33*

ANATOMÍA DE LA MADERA DE 25 ESPECIES DE MALVACEAE EN VENEZUELA

WOOD ANATOMY OF 25 SPECIES IN MALVACEAE FROM VENEZUELA

por

LISAYDA ROJAS P. y WILLIAMS J. LEÓN H.

Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales.
Departamento de Botánica y Ciencias Básicas. Laboratorio de Anatomía de Maderas.
Mérida, Venezuela. lisaydarojas@gmail.com, wleon@ula.ve

RECIBIDO: MARZO 08 DE 2019 / **ACEPTADO:** OCTUBRE 14 DE 2019

RESUMEN

Se realizó el estudio anatómico de la madera de 25 especies de la familia Malvaceae sensu APG que crecen en Venezuela, pertenecientes a cinco subfamilias: Bombacoideae (diez especies), Byttnerioideae (tres especies), Grewioideae (nueve especies), Malvoideae (una especie) y Sterculioideae (dos especies). Se preparó el material para estudio microscópico utilizando los procedimientos convencionales de microtcnia xilemática y se realizó la descripción de acuerdo a lo indicado por la Asociación Internacional de Anatomistas de Madera. Se elaboró una clave de identificación que permitió separar 15 especies (60% del material estudiado) mientras que el resto se ubican en grupos donde se incluyen varias especies del mismo género: un grupo con cuatro especies de *Apeiba*, otro con dos especies de *Sterculia*, uno con dos especies de *Luehea* y un grupo adicional donde se incluyen dos especies de Byttneroideae: *Herrania albiflora* y *Theobroma cacao*. Con respecto a las subfamilias, no es posible separarlas de acuerdo a la estructura anatómica de la madera, aún cuando se encontraron caracteres poco comunes como células tipo baldosa, cristales, sílice, parénquima no lignificado y estructura estratificada, pero no se presentan de manera constante dentro de todas las especies de una misma subfamilia y su ocurrencia se manifestó en especies de diferentes subfamilias.

PALABRAS CLAVE: Anatomía comparativa, Bombacoideae, Byttneroideae, Grewioideae, Malvoideae, Sterculiideae, taxonomía, xilema secundario.

ABSTRACT

Wood anatomy for 25 species of Malvaceae family sensu APG from Venezuela and belongs to five subfamilies is presented: Bombacoideae (ten species), Byttnerioideae (three species), Grewioideae (nine species), Malvoideae (one specie) and Sterculioideae (two species). Wood slides for microscopic description was prepared using standard procedures in xylematic microtechnique and description was made according International Assosiation for Wood Anatomists. An identification key is presented separating 15 species (60% of studied material). Ten species can´t be separated and are included in groups with species from a same genus: one group with four species of *Apeiba*, one group with two species of *Sterculia*, one group with two species of *Luehea* and one group with two species from Byttneroideae subfamily (*Herrania albiflora* and *Theobroma cacao*). In relation to subfamilies, it´s not possible its separation according wood anatomy.We found some important features for identification like sheath cells, tile cells, crystals, silica, unlignified parenchyma and storied structure but its distribution not include all species from a same subfamily and were observed in species from different subfamilies.

KEY WORDS: Comparative anatomy, Bombacoideae, Byttneroideae, Grewioideae, Malvoideae, Sterculiideae, taxonomy, secondary xylem.

INTRODUCCIÓN

La familia Malvaceae Juss., de acuerdo al sistema APG (2003, 2009, 2016), pertenece al orden Malvales e incluye 243 géneros y 4.225 especies de árboles, arbustos y representantes de porte herbáceo y cuya principal área de distribución corresponde a la región tropical (Stevens 2017). En sistemas de clasificación anteriores (Cronquist 1981; 1988, Dahlgren 1989, Takhtajan 1980, 1997), el orden Malvales incluía entre cinco (Cronquist 1988, 1981) y trece familias (Dahlgren 1989) pero el núcleo más importante lo representaban cuatro familias: Bombacaceae (aproximadamente 250 especies), Malvaceae (1.500 especies), Sterculiaceae (1.000 especies) y Tiliaceae (400 especies). Este núcleo estaba representado principalmente por plantas leñosas excepto en el caso de Malvaceae la cual tenía un amplio número de representantes de porte herbáceo (Mabberley 1990). De acuerdo a Hokche *et al.* (2008), en Venezuela, se tienen 62 géneros y 272 especies de Malvaceae. Es importante acotar que esa representatividad está en función de lo que reportan para las familias Bombacaceae, Malvaceae, Sterculiaceae y Tiliaceae. Algunas especies poseen un alto valor económico: *Gossypium* spp., *Theobroma cacao*, *Ochroma pyramidale*, *Pachira quinata*, entre otras (Alverson *et al.* 1998). En el sistema APG, las familias pertenecientes al orden Malvales como Bombacaceae, Sterculiaceae, Tiliaceae y Malvaceae *sensu stricto* fueron fusionadas para formar la Malvaceae *sensu APG* o *sensu lato*. Esto ha generado críticas y controversias y algunos taxónomos mantienen lo establecido por anteriores sistemas de clasificación donde las presentan como familias separadas (Laraño & Buot 2010). En el sistema APG, la Malvaceae se encuentra subdividida en nueve subfamilias (Taia 2009; Alves *et al.* 2011):

A) BOMBACOIDEAE BURNET: incluye todas las especies que pertenecían a la familia Bombacaceae con la excepción de las que se encontraban ubicadas en las tribus Matisieae (incluidas en la subfamilia Malvoideae) y Durioneae (incluidas en la subfamilia Helicteroideae).

B) BROWNLOWIOIDEAE BURRET: formada por los grupos taxonómicos que pertenecían a las tribus Berryeae y Brownlowieae de la familia Tiliaceae.

C) BYTTNERIOIDEAE BURNETT: corresponde a las especies de las tribus Bytnereae, Hermannieae, Lasiopetaleae y Theobromeae de la familia Sterculiaceae.

D) DOMBEYOIDEAE BEILSCHM: especies de la tribu Dombeyeae de la Sterculiaceae.

E) GREWIOIDEAE HOCHR.: formada por las especies pertenecientes a la tribu Grewieae de la familia Tiliaceae.

F) HELICTEROIDEAE (SCHOTT EX ENDL.) MEISN.: representada por la tribu Helictereae de Sterculiaceae y Durioneae de Bombacaceae.

G) MALVOIDEAE BURNETT: incluye las especies que estaban ubicadas en la familia Malvaceae s.s. y las tribus Matisieae (Bombacaceae) y Fremontodendreae (Sterculiaceae).

H) STERCULIOIDEAE BURNET: especies de la tribu Sterculieae (Sterculiaceae).

I) TILIOIDEAE ARN.: especies de la tribu Tilieae de la familia Tiliaceae.

Desde el punto de vista de vista de anatomía de la madera, son pocos los estudios detallados de Malvaceae bajo su nueva concepción. Bayer & Kubitzki (2003) presentan una descripción general de la familia Malvaceae *sensu lato*; mientras que Said *et al.* (2013) estudiaron tres especies ubicadas en las subfamilias Bombacoideae y Malvoideae. También se debe mencionar el aporte de Nordahlia *et al.* (2016a) en un estudio

comparativo entre especies de *Bombax* y *Ceiba pentandra*. Para las familias y/o géneros que fueron incorporadas a la Malvaceae, se han realizado algunos estudios para lo que era Bombacaceae (Metcalfe & Chalk 1950, Paula 1976; Détienne *et al*. 1982; 1983, Miller 1981, Nordahlia *et al*. 2016b), Malvaceae (Metcalfe & Chalk 1950), Tiliaceae (Metcalfe & Chalk 1950, Den Outer & Schütz 1981; Détienne *et al*. 1982, Patel 1988, Welle & Détienne 1995) y Sterculiaceae (Chattaway 1937, Metcalfe & Chalk 1950, Détienne *et al*. 1982). Para la Malvaceae *sensu stricto* es muy poca la información disponible y destaca el trabajo sobre especies de *Hibiscus* orientado hacia aspectos ecoanatómicos (Walsh 1975). También se tienen descripciones para especies de Bombacaceae, Malvaceae, Sterculiaceae y Tiliaceae en trabajos que incluyen una amplia variedad de grupos taxonómicos (Kribs 1968, Richter 1969, JUNAC 1981, Barajas & León 1989, Mainieri & Peres 1989, Nardi & Edlmann 1992, Barajas *et al*. 1997, Miller & Détienne 2001, Sonsi *et al*. 2014). En Venezuela se han realizado investigaciones de anatomía xilemática para lo que en otros sistemas de clasificación eran Bombacaceae (Angarita 1981) y Tiliaceae (Valverde 1994, Valverde & Rincón 2008). Con respecto a la Malvaceae *sensu stricto*, el único reporte es la descripción de *Uladendron codesurii* Marcano-Berti (Pinto 1978), además de los datos de elementos xilemáticos de conducción proporcionados por Lindorf (1994) para *Abutilon stenopetalum*. En algunas investigaciones donde se presentan descripciones de especies pertenecientes a diferentes grupos taxonómicos se incluyen algunas de lo que eran las familias Bombacaceae, Sterculiaceae y Tiliaceae (Corothie 1967, Pérez 1973, 1993, León 2012, 2014, 2015a). Con respecto a estudios bajo la nueva concepción taxonómica, se tienen los reportes de Gámez (2013) para cuatro especies de la familia Malvaceae en la Reserva Forestal Caparo (Barinas, Venezuela) y la información de anatomía comparativa de la madera en tallo principal y ramas para *Theobroma cacao* L. (León 2015).

El sistema APG, al igual que otros sistemas de clasificación, no toma en consideración aspectos relacionados con la anatomía vegetal. Bajo la denominación de Bombacaceae, Malvaceae *sensu stricto*, Sterculiaceae y Tiliaceae, se tiene información acerca de la anatomía de la madera; pero bajo esta nueva estructura taxonómica no se han realizado estudios que permitan conocer las similitudes y diferencias entre los grupos (subfamilias) que conforman la Malvaceae y es importante tener un conocimiento más profundo de estas nuevas categorías taxonómicas para una mejor comprensión de los avances en los sistemas de clasificación. Por esta razón, el objetivo del presente trabajo es realizar el estudio anatómico del xilema secundario de 25 especies de Malvaceae *sensu lato* que crecen en diferentes regiones geográficas de Venezuela y elaborar una clave de identificación para la separación de las mismas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material de estudio está representado por muestras de madera de 25 especies de Malvaceae recolectado en diferentes localidades geográficas de Venezuela, pertenecientes a la colección permanente de la xiloteca MERw de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes (CUADRO 1).

A cada muestra se le aplicó un proceso de ablandamiento en agua hirviendo (10 min-10 horas dependiendo de la dureza de la madera), para luego obtener secciones transversales, tangenciales y radiales de 25-30 μm de espesor

CUADRO 1. Especies a estudiar, clasificadas por subfamilias, muestra de xiloteca, herbario y procedencia.

Especie	Muestra xiloteca	N° muestra de herbario y/o colector	Procedencia (estado)
	SUBFAMILIA BOMBACOIDEAE		
Catostemma commune Sandwith	X1788 X1818 X5594 X5595 X5596	319 Marcano B. 3841 Breteler V1201 Bo Hernández V1202Bo Hernández V1203Bo Hernández	El Palmar (Bolívar) Imat Imataca (Bolívar)
Ceiba pentandra (L.) Gaertn.	X1811 X3640 X6749	325 Marcano Berti P.E. 2 JohnParra	El Palmar (Bolívar) R. F. Ticoporo (Barinas) R.F. Caparo (Barinas)
Eryotheca globosa Schott & Endl.	X3575 X7079 X7084	75 Conejos * *	 R. F. Imataca (Bolívar) R. F. Imataca (Bolívar)
Gyranthera caribensis Pittier	X1050 X1085 X3614	416 Ruíz Terán 491 Ruíz Terán 4 FUDECO	Cerro Riecito (Falcón) Cerro Riecito (Falcón) Yaracuy
Ochroma pyramidale (Cav. ex Lam.) Urb	X29 X3704 X2598 X6696 X6701	15082 Little P. E. 70 184 Bautista 54549 J. Parra 54548 J. Parra	Bolívar R. F. Ticoporo (Barinas) El Caimital (Barinas) R. F. Caparo (Barinas) R. F. Caparo (Barinas)
Pachira insignis (Sw.) Savign.	X3616 X6168	6 FUDECO 5125 Breteler	Yaracuy R.F. Guarapiche (Monagas)
Pachira minor (Sims) A. Hemsl.	X5239	76-981 Marcano Berti	Santa Elena de Uairén (Bolívar)
Pachira quinata (Jacq.) W. S.Alverson	X1177 X4518 X4520 X4521 X6689	361 Ruíz Terán 2 H. Gutiérrez 65 H. Gutiérrez 74 H. Gutiérrez 54550 J. Parra	Clarines (Anzoátegui) R. F. Ticoporo (Barinas) R. F. Ticoporo (Barinas) R. F. Ticoporo (Barinas) R. F. Caparo (Barinas)
Pseudobombax septenatum (Jacq.) Dugand	X6193	1743 Ruíz Terán	El Caimital (Barinas)
Quararibea guianensis Aubl.	X3621	11 FUDECO	Falcón
	SUBFAMILIA BYTTNERIOIDEAE		
Guazuma ulmifolia Lam.	X4997 X6282 X6283 X6284 X6285	103 L. Valverde 53166 L. Gámez 53167 L. Gámez 53168 L. Gámez 53169 L. Gámez	Estanquez (Mérida) R. F. Caparo (Barinas) R. F. Caparo (Barinas) R. F. Caparo (Barinas) R. F. Caparo (Barinas)
Herrania albiflora Goudot	X6104 X6106 X6713	53747 L. Gámez 53749 L. Gámez 54585 J. Parra	R. F. Caparo (Barinas) R. F. Caparo (Barinas) R. F. Caparo (Barinas)
Theobroma cacao L.	X6287 X6288 X6291 X6785 X6786	53175 L. Gámez 53171 L. Gámez 53174 L. Gámez O. Araque & R. Jaimez O. Araque & R. Jaimez	R. F. Caparo (Barinas) R. F. Caparo (Barinas) R. F. Caparo (Barinas) El Vigía (Mérida) El Vigía (Mérida)
	SUBFAMILIA GREWIOIDEAE		
Apeiba albiflora Ducke	x2583	402 Marcano Berti	Río Grande (Bolívar)
Apeiba membranacea Spruce ex Benth.	X5224	36-981 Marcano Berti	Bolívar
Apeiba schomburgkii Szyszyl	X1822	3867 Breteler	Entre Bolívar y Amacuro
Apeiba tiborbou Aubl.	X5569 X5570 X5571 X5572	1294 L. Valverde 1295 L. Valverde 1296 L. Valverde 1300 L. Valverde	Barinas Barinas Barinas Barinas

CUADRO 1. Continuación.

Especie	Muestra xiloteca	N° muestra de herbario y/o colector	Procedencia (estado)
SUBFAMILIA GREWIOIDEAE			
Goethalsia meiantha (Donn. Sm.) Burret	X5559 X5560 X5561 X5562 X6681	1280 L. Valverde 1281 L. Valverde 1286 L. Valverde 1287 L. Valverde 54546 L. Gámez	Barinas Barinas Barinas Barinas Barinas
Heliocarpus americanus L.	X2640 X6109	235 Bautista 52985 L. Rondón	El Caimital (Barinas) Monte Zerpa (Mérida)
Luehea cymulosa Spruce ex Benth.	X75 X3666 X6051	15049 Little P. E. 32 AU150 A. Uzátegui	Barinas R.F. Ticoporo (Barinas) R.F Caparo (Barinas)
Luehea seenmanii Triana & Planch.	X6691	54547 J. Parra	R. F. Caparo (Barinas)
Luehea speciosa Willd.	X83 X3217	1082 Bernardi 6923 Bernardi	Guasdualito (Apure) Yaracuy
SUBFAMILIA MALVOIDEAE			
Uladendron codesurii Marcano-Berti	X363 X3739	2565 Marcano Berti 11629 L. Williams	Bolívar Bolívar
SUBFAMILIA STERCULIOIDEAE			
Sterculia apetala (Jacq.) H. Karst.	X5649 X5650 X5651 X6309 X6311 X6312	V09 01 Ba V09 02 Ba V09 03 Ba 53410 L. Gámez 53185 L. Gámez 53411 L. Gámez	R. F. Ticoporo (Barinas) R. F. Ticoporo (Barinas) R. F. Ticoporo (Barinas) R. F. Caparo (Barinas) R. F. Caparo (Barinas) R. F. Caparo (Barinas)
Sterculia pruriens (Aubl.) K. Schum.	X2573 X5247 X7081 X7083	165 Marcano Berti 91-981 Marcano Berti L. Gámez, W. León, J. Parra, A. Márquez Idem	Río Grande (Bolívar) Bolívar R. F. Imataca (Bolívar) R. F. Imataca (Bolívar)

con un microtómo de deslizamiento. Dichas secciones fueron sometidas a un proceso de tinción con safranina (2-4 h), deshidratación en baños sucesivos de alcohol (50 %, 10 min; 70 %, 10 min; 75 %,10 min; 95 %, 1 h) y el respectivo aclaramiento con una mezcla alcohol-xilol (1:1; 30 min) y xilol (1-2 h). Posteriormente se hizo el montaje con resina sintética y el correspondiente rotulado. Se realizaron descripciones tanto a nivel macroscópico como microscópico. En el primer caso se siguió el modelo de descripción presentado por León (2002) mientras que en el segundo se utilizó la lista para identificación microscópica de maderas latifoliadas (IAWA Committee 1989). Para los caracteres cuantitativos (frecuencia y diámetro de poros, diámetro de punteaduras, frecuencia y altura de radios), se hicieron el número de mediciones sugeridas por IAWA Committee (1989) y se calculó la estadística descriptiva (mínimo, promedio, máximo, desviación estándar, coeficiente de variación) y se hizo un análisis de varianza y la respectiva prueba de medias (Tukey, α = 0,01) para determinar si existen diferencias estadísticamente significativas entre las especies estudiadas. En el análisis estadístico se utilizó el software SPSS 22.0 Statistics. Para la elaboración de la clave se hizo énfasis en el uso de caracteres cualitativos, especialmente los indicados por Wheeler & Baas (1994), como carac-

teres de valor en la identificación de maderas. El uso de caracteres cuantitativos sólo se tomó en consideración en aquellos casos donde no se encontró la posibilidad de separación de especies a través de caracteres cualitativos y la selección del tipo de carácter cuantitativo a utilizar se basó en los resultados del análisis estadístico, específicamente en aquellos caracteres donde la prueba de medias indicó la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre las especies a separar.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

CARACTERÍSTICAS ORGANOLÉPTICAS

En el CUADRO 2 se presentan las características organolépticas de las 25 especies estudiadas distribuidas por subfamilias.

CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS

SUBFAMILIA BOMBACOIDEAE

Catostemma commune Sandw.

Anillos de crecimiento indistintos. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, ocasionalmente poligonales, de medianas a grandes. Punteaduras radiovasculares distintas a las intervasculares, con areolas reducidas a aparentemente simples, de forma redondeada o angular. Tílides presente. Fibras no septadas, paredes muy gruesas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima predominantemente en bandas de más de 3 células de ancho, ocasionalmente aliforme de ala corta, en series de 4-8 células, predominantemente 4 células. Parénquima no lignificado algunas veces presente y combinado con parénquima lignificado en la misma banda parenquimática. Radios heterocelulares con 2-4 rutas de células marginales; 2-14 células de ancho. Estructura estratificada en parénquima axial. Cristales prismáticos ocasionalmente presentes en células cuadradas de los radios y células parenquimáticas axiales, un cristal por célula.

Ceiba pentandra (L.) Gaertn.

Anillos de crecimiento indistintos o ausentes a definidos por reducción del diámetro radial de las fibras. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas y poligonales, grandes. Punteaduras radiovasculares con areolas reducidas a aparentemente simples, de forma redondeada o alargada. Tílides presente. Fibras no septadas, paredes delgadas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso en agregados, abundante, paratraqueal escaso, vasicéntrico delgado; en series de 2-4 células, predominantemente 4 células. Radios heterocelulares con 2-4 rutas de células marginales; 3-8 células de ancho, de dos tamaños. Células envolventes presentes formando envoltura parcial en el cuerpo del radio. Estructura estratificada en parénquima axial. Cristales prismáticos ocasionalmente presentes en células cuadradas de los radios y en células parenquimáticas axiales, un cristal por célula.

Eriotheca globosa (Aubl.) A. Robyns

Anillos de crecimiento definidos. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3, ocasionalmente múltiples hasta de 12 poros. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, ocasionalmente poligonales, medianas a grandes. Punteaduras radiovasculares distintas a las

CUADRO 2. Características organolépticas de 25 especies de Malvaceae distribuidas por subfamilias.

Especie	Color	Transición albura-duramen	Olor y sabor	Lustre	Textura	Grano	Peso y dureza
			SUBFAMILIA BOMBACOIDEAE				
Catostemma commune	Amarillo (10YR 7/6) a marrón amarillento claro (10YR 6/4)	Sin transición	Indistintos	Bajo	Gruesa	Inclinado	Moderadamente dura y pesada
Ceiba pentandra	Amarillo (10YR 8/4) a marrón muy pálido (10YR 8/6)	Sin transición	Indistintos	Mediano	Fina	Recto a inclinado	Blanda y liviana
Eryotheca globosa	Amarillo pálido (2.5Y 8/4) a marrón muy pálido (10YR 8/4)	Sin transición	Indistintos	Bajo	Mediana	Recto a inclinado	Moderadamente dura y pesada
Gyranthera caribensis	Marrón muy pálido (10YR 8/3, 10YR 8/4)	Sin transición	Indistintos	Bajo a mediano	Mediana	Recto a inclinado	Moderadamente dura y pesada
Ochroma pyramidale	Amarillo pálido (2.5Y 8/4)	Sin transición	Indistintos	Mediano	Mediana	Recto a inclinado	Blanda y liviana
Pachira insigni	Marrón muy pálido (10YR 8/4)	Sin transición	Indistintos	Bajo	Mediana	Recto a inclinado	Blanda y liviana
Pachira minor	Marrón claro (7.5YR 6/4)	Sin transición	Indistintos	Mediano	Fina	Recto a inclinado	Dura y pesada
Pachira quinata	Albura amarillo (10YR 8/6) y duramen rojo amarillento (5YR 5/8)	Abrupta	Indistintos	Mediano	Mediana	Recto a inclinado	Blanda y liviana
Pseudobombax septenatum	Amarillo pálido (2.5Y 8/4)	Sin transición	Indistintos	Bajo	Mediana	Recto a inclinado	Blanda y liviana
Quararibea guianensis	Amarillo (10YR 8/6)	Sin transición	Indistintos	Mediano	Mediana	Recto a inclinado	Moderadamente dura y pesada
			SUBFAMILIA BYTTNEROIDEAE				
Guazuma ulmifolia	Rosado (7.5YR 8/4; 5YR8/3)	Sin transición	Indistintos	Alto a mediano	Fina	Recto a entrecruzado	Moderadamente dura y pesada
Herrania albiflora	Blanco rosáceo (7.5YR 8/2) a marrón muy pálido (10YR 8/3)	Sin transición	Indistintos	Bajo	Mediana	Recto a entrecruzado	Moderadamente dura y pesada
Theobroma cacao	Marrón muy pálido (10YR 8/4)	Sin transición	Indistintos	Mediano	Mediana	Inclinado a entrecruzado	Moderadamente dura y pesada
			SUBFAMILIA GREWIOIDEAE				
Apeiba albiflora	Marrón muy pálido (10YR 8/3)	Sin transición	Indistintos	Bajo	Gruesa	Recto a entrecruzado	Blanda y liviana
Apeiba membranacea	Marrón muy pálido (10YR 8/4)	Sin transición	Indistintos	Bajo	Gruesa	Recto a entrecruzado	Blanda y liviana
Apeiba schomburgkii	Marrón muy pálido (10YR 8/4)	Sin transición	Indistintos	Mediano	Mediana	Inclinado a entrecruzado	Moderadamente dura y pesada
Apeiba tibourbou	Amarillo pálido (2.5Y 8/4)	Sin transición	Indistintos	Mediano	Fina	Recto	Blanda y liviana
Goethalsia meiantha	Marrón muy pálido (10YR 8/3)	Sin transición	Indistintos	Mediano	Fina	Recto a inclinado	Blanda y liviana
Heliocarpus americanus	Blanco (10YR 8/2) a blanco rosáceo (7.5YR 8/2)	Sin transición	Indistintos	Mediano	Fina	Recto a entrecruzado	Blanda y liviana
Luehea cymulosa	Rosado (7.5YR 7/4)	Sin transición	Indistintos	Mediano	Fina	Recto a inclinado	Moderadamente dura y pesada
Luehea seemannii	Rosado (5YR 8/4)	Sin transición	Indistintos	Bajo a mediano	Fina	Entrecruzado	Blanda y liviana
Luehea speciosa	Rosado (7.5YR 7/4)	Sin transición	Indistintos	Bajo a mediano	Fina	Inclinado a entrecruzado	Moderadamente dura y pesada
			SUBFAMILIA MALVOIDEAE				
Uladendron codesurii	Albura rosado (7.5YR 8/4) y duramen marrón rojizo claro (5YR 6/4)	Abrupta	Indistintos	Alto a mediano	Fina	Inclinado a entrecruzado	Dura y pesada
			SUBFAMILIA STERCULIOIDEAE				
Sterculia apetala	Albura marrón muy pálido (10YR 8/4) y duramen amarillo rojizo (7.5YR 7/6)	Abrupta	Indistintos	Bajo a mediano	Gruesa	Recto a entrecruzado	Moderadamente dura y pesada
Sterculia pruriens	Rosado (7.5YR 8/4)	Sin transición	Indistintos	Mediano	Mediana a gruesa	Recto a inclinado	Moderadamente dura y pesada

intervasculares, con areolas reducidas a aparentemente simples, de forma redondeada o angular; ocasionalmente similares a las intervasculares. Tílides presente. Fibras no septadas, paredes muy gruesas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso, difuso en agregados, paratraqueal vasicéntrico delgado; en series de 4-9 células, predominantemente 4 células. Radios heterocelulares con 2-4 rutas de células marginales; 1-4 células de ancho. Estructura estratificada en parénquima axial. Cristales prismáticos ocasionalmente presentes en células cuadradas y procumbentes de los radios y en células parenquimáticas axiales, un cristal por célula; algunas veces ausentes.

Gyranthera caribensis Pittier

Anillos de crecimientos indistintos o ligeramente definidos por engrosamiento en las paredes de las fibras. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y algunos múltiples radiales de 2-5. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a poligonales, medianas. Punteaduras radiovasculares distintas a las intervasculares, con areolas reducidas o aparentemente simples, de forma redondeada o alargada. Tílides presente. Fibras no septadas, paredes delgadas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso, difuso en agregados, paratraqueal escaso, vasicéntrico delgado; en series de 4-8 células, predominantemente 4 células. Radios heterocelulares con 2-4 rutas de células marginales; 2-8 células de ancho. Células envolventes presentes formando envoltura parcial en el cuerpo del radio. Estructura estratificada en parénquima axial. Cristales prismáticos abundantes en células cuadradas y procumbentes de los radios y en células parenquimáticas axiales, un cristal por célula.

Ochroma pyramidale (Cav. ex Lam.) Urb.

Anillos de crecimiento indistintos o ausentes. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-4. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, medianas. Punteaduras radiovasculares con areolas reducidas a aparentemente simples, de forma redondeada o alargada. Tílides presente. Fibras no septadas, paredes muy delgadas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso, difuso en agregados, paratraqueal escaso, vasicéntrico delgado; en series de 2-4 células, predominantemente 4 células. Radios heterocelulares con células procumbentes, cuadradas y erectas mezcladas en el cuerpo del radio; 2-6 células de ancho.

Pachira insignis Sw., *P. minor* (Sims) Hemsl. (FIGURA 1A), *P. quinata* (Jacq.) W. S. Alverson (FIGURA 1B)

Anillos de crecimiento definidos por engrosamiento de paredes de las fibras (*P. insignis*) hasta indistintos o ausentes (*P. minor*, *P. quinata*). Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-4, ocasionalmente múltiples radiales de 4 o más (*P. minor*), algunos arracimados (*P. insignis*). Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, ocasionalmente poligonales (*P. minor*, *P. quinata*), medianas a grandes (*P. minor*, *P. quinata*) o grandes (*P. insignis*). Punteaduras radiovasculares distintas a las intervasculares, con areolas reducidas a aparentemente simples, de forma redondeada o alargada. Tílides presente. Fibras no septadas, septadas en *P. quinata*, paredes delgadas a medianas (*P. quinata*) hasta gruesas a muy gruesas (*P. insignis*, *P. minor*), punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso, difuso en agregados, paratraqueal vasicéntrico delgado; en series de 2-6

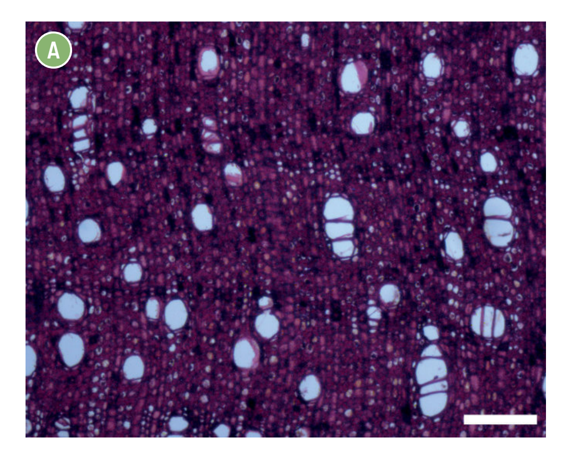
células (*P. quinata*) o 4-8 células. Radios homocelulares de células procumbentes (*P. quinata*) y /o heterocelulares con 2-4 rutas de células marginales (*P. minor*, *P. quinata*) o más de 4 rutas de células marginales (*P. insignis*); 1-4 células de ancho (*P. minor*, *P. quinata*) o 2-8 células de ancho (*P. insignis*), ocasionalmente uniseriados, de dos tamaños (*P. quinata*). Células envolventes presentes formando envolturas parciales en el cuerpo del radio (*P. insignis*, *P. quinata*). Estructura estratificada en radios bajos (*P. quinata*) y en parénquima axial. Cristales prismáticos en células cuadradas y erectas de los radios (*P. quinata*) y/o en parénquima axial (*P. insignis*, *P. quinata*), escasos, un cristal por célula. Sílice en células parenquimáticas radiales y axiales (*P. insignis*).

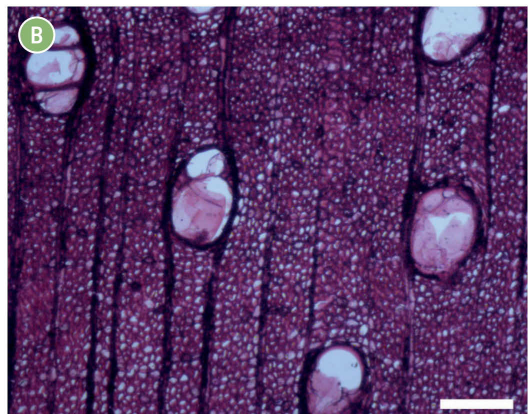
Pseudobombax septenatum (Jacq.) Dugand

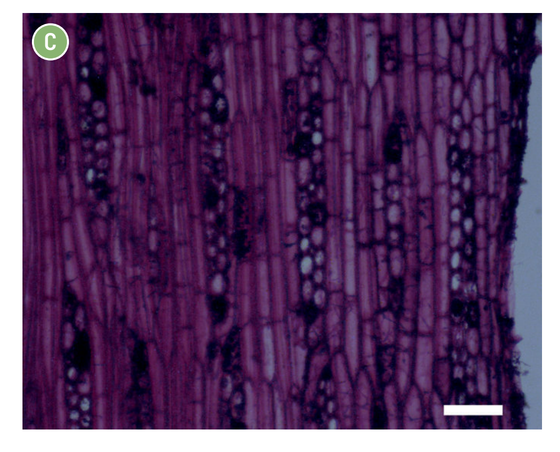
(FIGURA 1C)

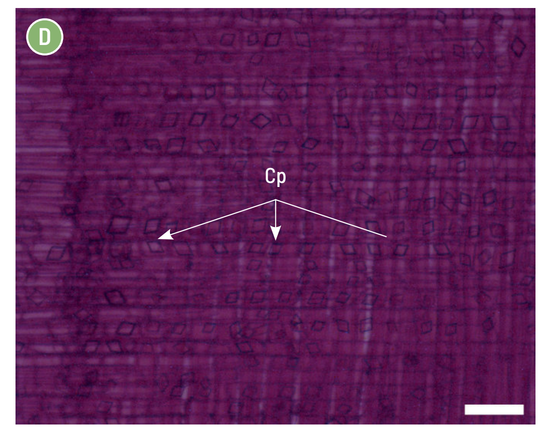
Anillos de crecimientos indistintos. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3. Platinas de perforación simples. Punteaduras

FIGURA 1. Subfamilia Bombacoideae. (A) *Pachira minor*. Poros pequeños, solitarios y múltiples radiales; fibras de paredes muy gruesas (Barra = 300 µm). (B) *P. quinata*. Poros grandes, solitarios y múltiples radiales; fibras de paredes medianas (Barra = 300 µm). (C) *Pseudobombax septenatum*. Parénquima axial estratificado; predominantemente en series de 4 células (Barra = 100 µm). (D) *Quararibea guianensis*. Cristales prismáticos (Cp) en células parenquimáticas radiales (Barra = 50 µm).









intervasculares alternas, circulares a ovaladas y poligonales, grandes. Punteaduras radiovasculares distintas a las intervasculares, con areolas reducidas a aparentemente simples, redondeadas o alargadas. Tílides presente. Fibras no septadas, paredes gruesas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso, difuso en agregados, paratraqueal escaso, vasicéntrico delgado; en series de 4-8 células, predominantemente 4 células. Radios heterocelulares con 1-5 rutas de células marginales; 2-3 células de ancho, ocasionalmente uniseriados. Radios de dos tamaños. Estructura estratificada en radios bajos (localmente) y en parénquima axial.

Quararibea guianensis Aubl. (FIGURA 1D)
Anillos de crecimiento ligeramente definidos por reducción del diámetro de las fibras y radios nodulares. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3, ocasionalmente múltiples radiales de 4 o más. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, ocasionalmente poligonales, diminutas, ocasionalmente pequeñas. Punteaduras radiovasculares distintas a las intervasculares, con areolas reducidas o aparentemente simples, redondeadas o angular. Tílides presente. Fibras no septadas, paredes delgadas a gruesas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso, difuso en agregados, paratraqueal escaso, vasicéntrico delgado; en series de 2-4 células, predominantemente 4 células. Radios heterocelulares con 2-4 rutas de células marginales; 2-7 células de ancho, ocasionalmente uniseriados. Células envolventes formando envolturas parciales en el cuerpo del radio. Estructura estratificada en parénquima axial. Cristales prismáticos en células cuadradas, erectas y procumbentes de los radios, abundantes, un cristal por célula. Sílice abundante en células parenquimáticas axiales, ocasionalmente en células radiales.

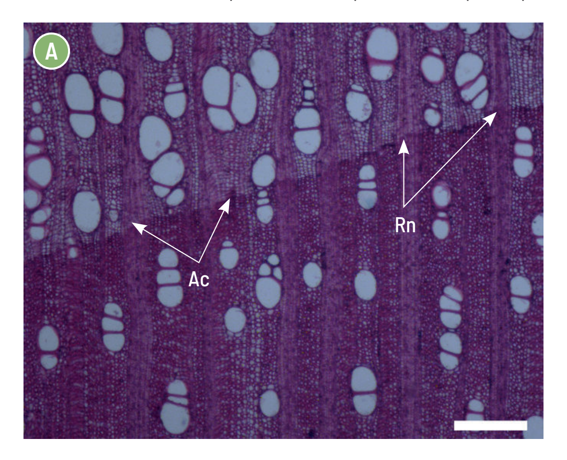
SUBFAMILIA BYTTNEROIDEAE

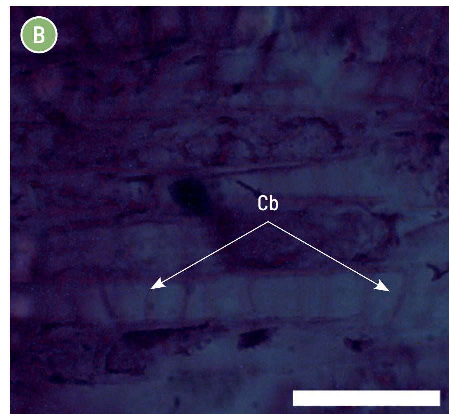
Guazuma ulmifolia Lam. (FIGURA 2A, 2B)
Anillos de crecimiento indistintos a definidos por engrosamiento de paredes de las fibras y radios nodulares. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios, múltiples radiales de 2-4, arracimados. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, ocasionalmente poligonales, diminutas. Punteaduras radiovasculares distintas a las intervasculares, con areolas reducidas a aparentemente simples, redondeadas. Tílides presente. Fibras no septadas, paredes delgadas a gruesas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso, difuso en agregados, paratraqueal escaso, vasicéntrico delgado, ocasionalmente bandas marginales; en series de 3-9 células, predominantemente 4 células. Radios heterocelulares con 1-3 rutas de células marginales; 2-9 células de ancho, ocasionalmente uniseriados. Radios agregados presentes. Células envolventes presentes formando envolturas parciales en algunos radios. Células tipo baldosas presentes. Estructura estratificada en parénquima axial. Cristales prismáticos abundantes en células cuadradas y/o erectas y en células procumbentes de los radios y células parenquimáticas axiales formando series cristalíferas, un cristal por célula o cámara.

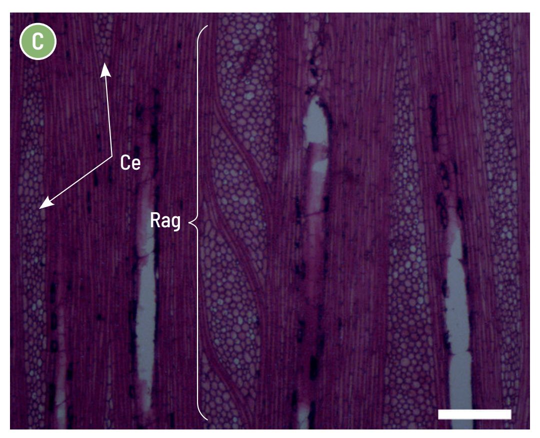
Herrania albiflora Goudot (FIGURA 2C)
Anillos de crecimiento definidos por radios nodulares y reducción del diámetro radial de las fibras. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios, múltiples radia-

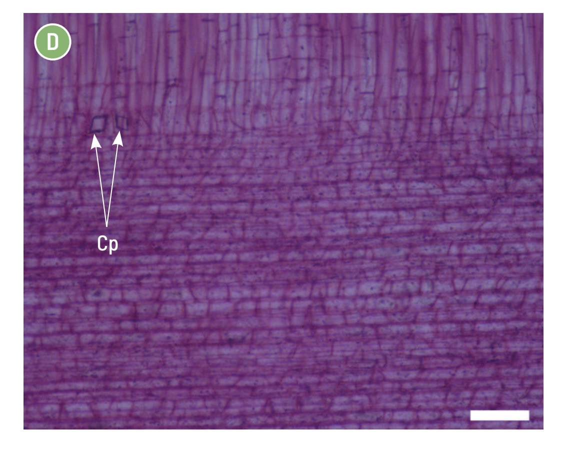
les de 2-3, arracimados. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, pequeñas a medianas. Punteaduras radiovasculares distintas a las intervasculares, con areolas reducidas a aparentemente simples, redondeadas o angular. Tílides presente. Fibras no septadas, paredes delgadas a gruesas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso, difuso en agregados, paratraqueal escaso, vasicéntrico delgado; en series de 3-7 células, generalmente de 4 células. Radios homocelulares de células cuadradas y/o erectas, heterocelulares con más de 4 rutas de células marginales; 2-13 células de ancho, ocasionalmente uniseriados. Radios de dos tamaños presentes. Radios agregados presentes. Células envolventes presentes formando envolturas parciales en el cuerpo del radio. Estructura estratificada en parénquima axial. Cristales prismáticos presentes en células cuadradas y/o erectas y en las células parenquimáticas axiales, un cristal por célula.

FIGURA 2. Subfamilia Byttneroideae. (A) *Guazuma ulmifolia*. Anillos de crecimiento (Ac) definidos; poros solitarios, múltiples radiales y arracimados; radios nodulares (Rn) (Barra = 300 µm). (B) *G.ulmifolia*. Células tipo baldosa (Cb) (Barra = 50 µm). (C) *Herrania albiflora*. Radios agregados (Rag); céluals envolventes (Ce) (Barra = 300 µm). (D) *Theobroma cacao*. Radio heterocelular; cristales prismáticos (Cp) en células parenquimáticas radiales (Barra = 100 µm).









Theobroma cacao L. (FIGURA 2D)
Anillos de crecimiento definidos por radios nodulares e incremento en grosor de paredes de las fibras. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3, ocasionalmente múltiples radiales de 4 o más y arracimados. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, pequeñas a medianas. Punteaduras radiovasculares distintas a las intervasculares, con areola reducida o aparentemente simples, redondeadas o alargadas. Tílides presente. Fibras no septadas, paredes delgadas a gruesas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso, difuso en agregados, paratraqueal escaso, vasicéntrico delgado; en series de 2-6 células, generalmente 4 células. Radios homocelulares de células cuadradas y/o erectas y heterocelulares con más de 4 rutas de células marginales; 2-19 células de ancho, ocasionalmente uniseriados. Radios de dos tamaños presente. Radios agregados presentes. Células envolventes presentes formando envolturas parciales en el cuerpo del radio. Estructura estratificada en parénquima axial y, en algunas zonas en radios bajos. Cristales prismáticos presentes en células cuadradas y/o erectas de los radios y en células parenquimáticas axiales, un cristal por célula.

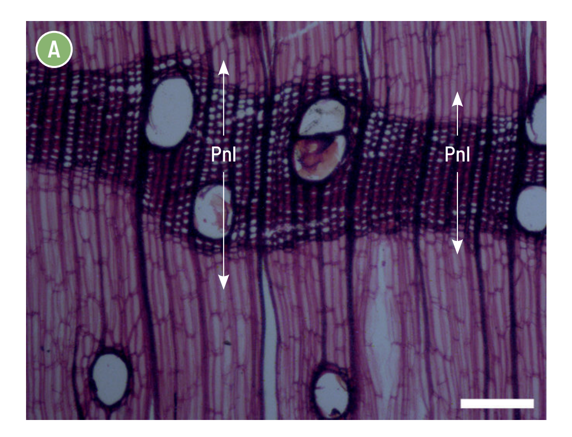
SUBFAMILIA GREWIOIDEAE

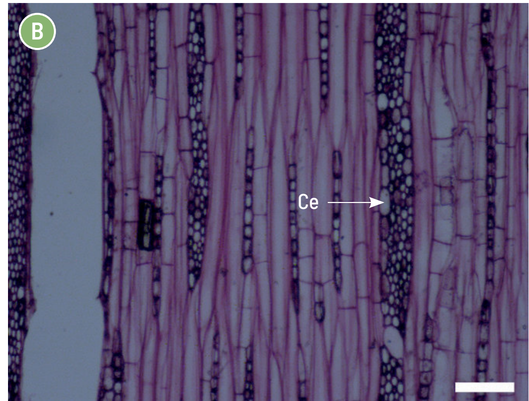
Apeiba albiflora Ducke (FIGURA 3A), *A. membranacea* Spruce ex Benth., *A. schomburgkii* Szyszyl, *A. tibourbou* Aubl.
Anillos de crecimiento indistintos (*A. albiflora*) a ligeramente definidos por radios nodulares y engrosamiento de paredes de las fibras (*A. membranacea*, *A. schomburgkii*, *A. tibourbou*). Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3; ocasionalmente múltiples radiales de 4 o más en *A. membranácea* o arracimados (*A. Tibourbou*). Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, pequeñas, ocasionalmente medianas (*A. tibourbou*). Punteaduras radiovasculares con bordes distintos y similares a las intervasculares (*A. albiflora*, *A. membranacea*) o con areolas reducidas a aparentemente simples, de forma redondeada o angular (*A. schomburgkii*). Tílides presente. Fibras no septadas, paredes delgadas (*A. albiflora*) o delgadas a gruesas (*A. membranacea*, *A. schomburgkii*), punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso en agregados, paratraqueal escaso y vasicéntrico delgado; en series de 4-8 (*A. membranacea*) o 5-10 células (*A. albiflora*, *A. schomburgkii*). Parénquima no lingnificado en forma de bandas anchas. Radios homocelulares de células cuadradas (*Apeiba tibourbou*) y heterocelulares con más de 2 rutas de células marginales; 2-5 células de ancho, hasta 10 células de ancho en *A. tibourbou*, ocasionalmente uniseriados. Radios de dos tamaños. Radios agregados presentes. Células envolventes presentes formando envolturas parciales en el cuerpo del radio. Estructura estratificada en radios bajos y parénquima axial; algunas veces en las fibras (*A. schomburgkii*). Cristales prismáticos en células cuadradas y/o erectas y procumbentes de los radios (*A. albiflora*, *A. Membranacea*, *A. schomburgkii, A. tibourbou*), en células parenquimáticas axiales (*A. membranácea, A. tibourbou*) y en células de parénquima no lignificado (*A. membranacea*, *A. Schomburgkii*), un cristal por célula.

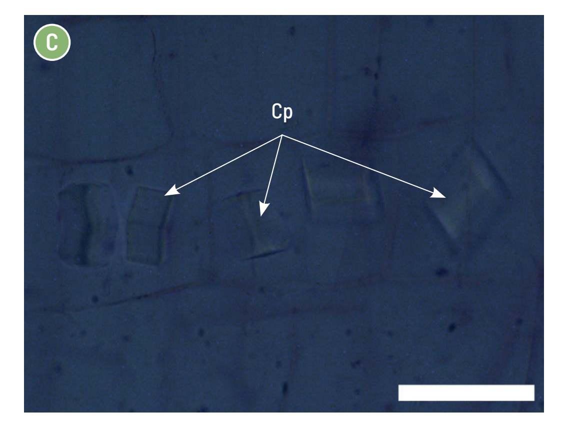
Goethalsia meiantha (Donn. Sm.) Burret (FIGURA 3B)
Anillos de crecimiento definidos por engrosamiento en las paredes de las fibras y radios nodulares. Porosidad difusa. Poros sin patrón

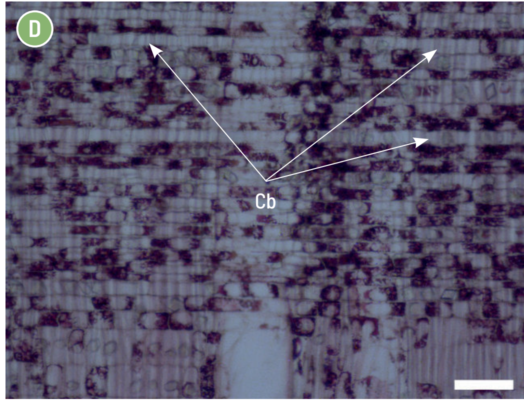
definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-4 (-6), arracimados. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, pequeñas a medianas. Punteaduras radiovasculares con areolas reducidas a aparentemente simples, de forma redondeada o angular. Tílides presente. Fibras no septadas, paredes delgadas a gruesas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso, difuso en agregados, paratraqueal escaso, vasicéntrico delgado; en series de 4-8 células. Radios heterocelulares de 2 a 8 rutas de células marginales; 2-9 células de ancho, ocasionalmente uniseriados. Radios de dos tamaños presente. Radios agregados presentes. Células envolventes formando envoltura parcial en el cuerpo del radio. Estructura estratificada en parénquima axial, fibras y, en algunas zonas, en radios bajos. Cristales prismáticos abundantes en células cuadradas y/o erectas y en células procumbentes de los radios, en parénquima axial. Cristales fusiformes e isodiamétricos en parénquima axial y en células radiales, un cristal por célula.

FIGURA 3. Subfamilia Grewioideae. (A) *Apeiba albiflora*. Poros solitarios y múltiples radiales cortos, con tílides; parénquima no lignificado (Pnl) (Barra = 300 µm). (B) *Goethalsia meiantha*. Radios de dos tamaños; estructura estratificada en parénquima axial, radios y fibras; células envolventes (Ce); parénquima predominantemente en series de 4 células (Barra = 100 µm). (C) *Heliocarpus americanus*. Cristales prismáticos (Cp) en células parenquimáticas radiales (Barra = 50 µm). (D) *Luehea speciosa*. Células tipo baldosa (Cb) (Barra = 100 µm).









Heliocarpus americanus L. (FIGURA 3C)
Anillos de crecimiento indistinto. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3, ocasionalmente múltiples radiales largos y arracimados. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, ocasionalmente poligonales, medianas a grandes. Punteaduras radiovasculares con areolas reducidas a aparentemente simples, de forma redondeada o angular. Tílides presente. Fibras no septadas, paredes delgadas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso, difuso en agregados, paratraqueal escaso, vasicéntrico delgado; en series de 3-5 células, generalmente 4 células. Parénquima no lignificado presente. Radios heterocelulares de 3-6 rutas de células marginales; 2-7 células de ancho, ocasionalmente uniseriados. Radios de dos tamaños presentes. Radios agregados presentes. Células envolventes formando envoltura parcial en el cuerpo del radio. Estructura estratificada en parénquima axial y, en algunas zomas, en radios bajos. Cristales prismáticos abundantes en células procumbente y cuadradas o erectas de los radios, en parénquima axial y en parénquima no lignificado, un cristal por célula, ocasionalmente más de un cristal por célula.

Luehea cymulosa Spruce ex Benth, *L. seemannii* Triana & Planch, *L. speciosa* Willd. (FIGURA 3D)
Anillos de crecimiento ligeramente definidos por engrosamientos en las paredes de las fibras, en algunos casos combinado con radios ligeramente nodulares (*L. seemannii*). Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3, ocasionalmente múltiples radiales de 4 o más y arracimados. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, ocasionalmente poligonales (*L. seemannii*, *L. speciosa*), pequeñas a medianas. Punteaduras radiovasculares con areolas reducida o aparentemente simples, de forma redondeada o angular. Tílides presente. Fibras no septadas, paredes delgadas a gruesas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso, difuso en agregados, paratraqueal escaso, vasicéntrico delgado; en series de 3-7 células, generalmente 4 células. Radios homocelulares de células procumbentes, homocelulares de células cuadradas y/o erectas y heterocelulares de 2-8 rutas de células marginales; 2-4 células de ancho, ocasionalmente uniseriados. Radios de dos tamaños presentes (*L. cymulosa*, *L. speciosa*). Radios agregados presentes. Células envolventes presentes formando envoltura parcial en el cuerpo del radio (*L. cymulosa*, *L. seemannii*). Células tipo baldosas presentes. Estructura estratificada en radios bajos, parénquima axial y ocasionalmente en fibras (*L. cymulosa*). Cristales prismáticos abundantes en células cuadradas y/o erectas, en células procumbentes (*L. cymulosa*, *L. seemannii*) y en células parenquimáticas axiales (*L. cymulosa*, *L. speciosa*), 1 a 3 cristales por célula.

SUBFAMILIA MALVOIDEAE

Uladendron codesurii Marc.-Berti (FIGURA 4)
Anillos de crecimiento indistintos. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3, ocasionalmente múltiples radiales largos y arracimados. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, diminutas a pequeñas. Punteaduras radiovasculares similares a las intervasculares. Depósitos gomosos presentes. Fibras no septadas, paredes muy gruesas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima paratraqueal vasicéntrico, aliforme de ala ancha, confluente,

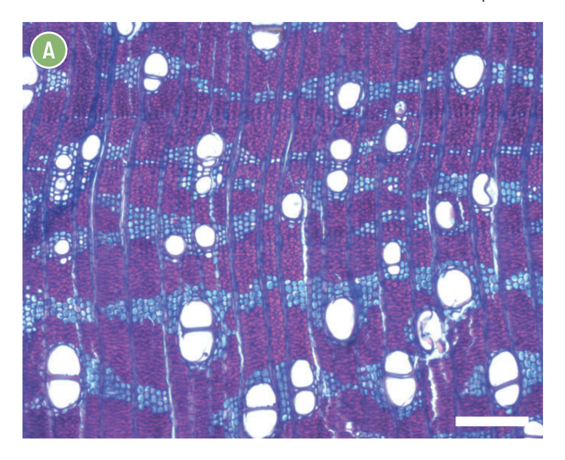
unilateral, predominantemente en bandas de más de 3 células de ancho; en series de 4-6 células, predominantemente 4 células. Radios heterocelulares con 1-2 rutas de células marginales; 2-3 células de ancho, ocasionalmente uniseriados. Estructura estratificada en radios, parénquima axial y fibras, ocasionalmente en elementos vasculares. Cristales prismáticos abundantes en células cuadradas y erectas de los radios, un cristal por célula.

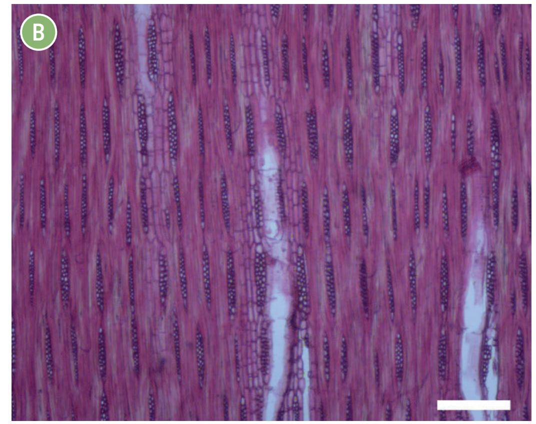
SUBFAMILIA STERCULIOIDEAE

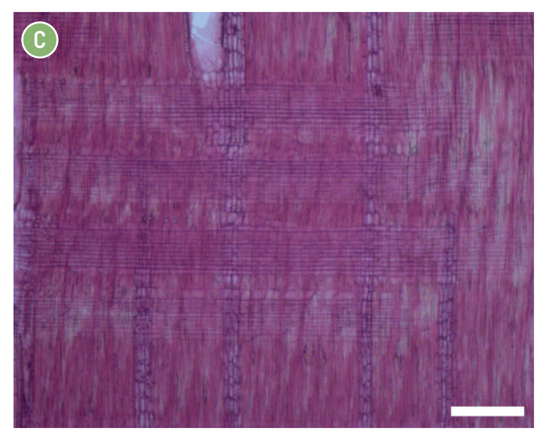
Sterculia apetala (Jacq.) H. Karst. (FIGURA 5A, 5B), *S. pruriens* (Aubl.) K. Schum. (FIGURA 5C, 5D)

Anillos de crecimiento no definidos a ligeramente definidos. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3, ocasionalmente múltiples radiales de 4 o más y arracimados. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, ocasionalmente poligonales, medianas. Punteaduras radiovasculares con areolas reducidas o

FIGURA 4. Subfamilia Malvoideae. *Uladendron codesurii*. (A) Poros solitarios y múltiples radiales cortos; parénquima aliforme de ala corta, confluente, unilateral, predominantemente en bandas (Barra = 300 μm). (B) Estructura estratificada en parénquima axial, radios y fibras (Barra = 300 μm). (C) *Radios heterocelulares* (Barra = 300 μm). (D) Cristales prismáticos (Cp) en células cuadradas o erectas de los radios (Barra = 50 μm).







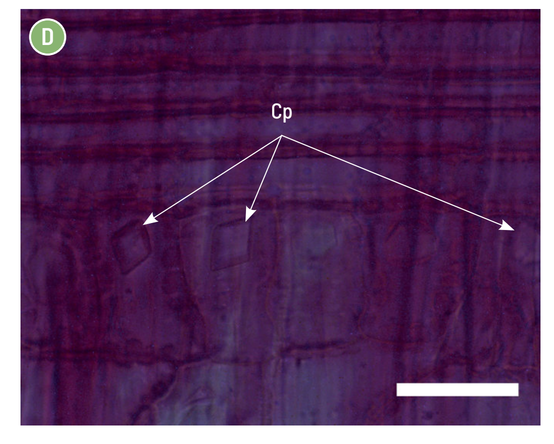
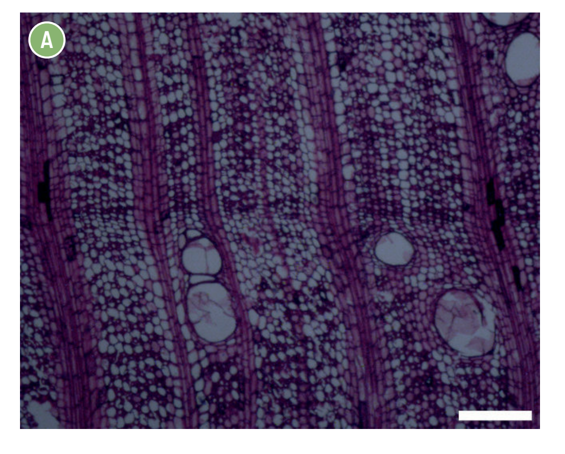
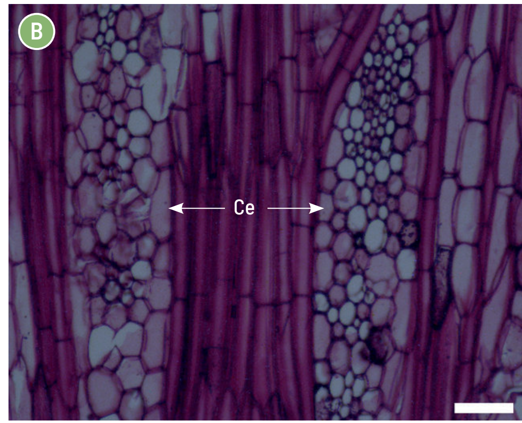
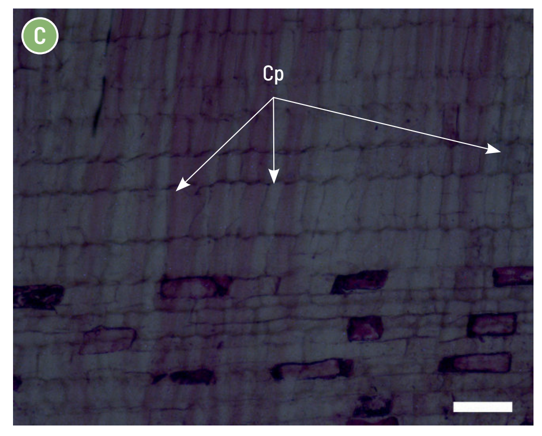
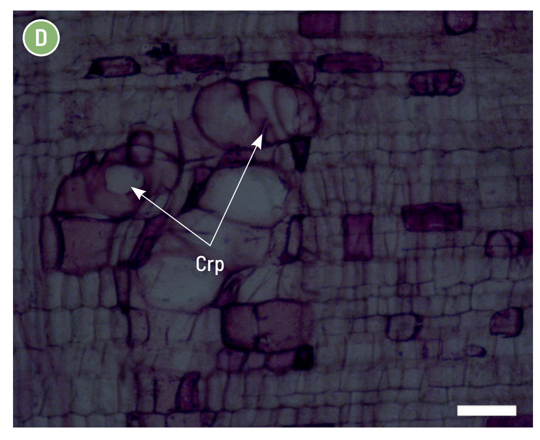


FIGURA 5. Subfamilia Sterculioideae. (A) *Sterculia apetala*. Poros con tílides; parénquima predominantemente apotraqueal difuso en agregados (Barra = 300 µm). (B) *S. apetala*. Células envolventes (Ce); parénquima y fibras estratificadas (Barra = 100 µm). (C) *S. pruriens*. Radio heterocelular (Barra = 100 µm). (D) *Luehea speciosa*. Células radiales perforadas (Crp) (Barra = 100 µm).









aparentemente simples, de forma redondeada o angular. Tílides presente. Fibras no septadas, paredes gruesas a muy gruesas, punteaduras indistintamente areoladas. Parénquima apotraqueal difuso, difuso en agregados, paratraqueal escaso, vasicéntrico, ocasionalmente aliforme de ala fina y confluente, bandas de 3 o más células de ancho en *S. pruriens*; en series de 2-4 células (*S. apetala*) o 3-6 células (*S. pruriens*), generalmente 4 células. Radios heterocelulares con más de 4 rutas de células marginales; 2-20 células de ancho. Radios agregados presentes. Células envolventes presentes. Células radiales perforadas algunas veces presentes en *S. pruriens*. Estructura estratificada en parénquima axial y fibras. Cristales prismáticos presentes en células cuadradas y/o erectas, en células procumbentes de los radios y en parénquima axial, un cristal por célula.

En los CUADROS 3-4 se presentan los valores de características de vasos (frecuencia de poros, diámetro de poros, diámetro de punteaduras intervasculares) y radios (frecuencia de radios, altura de radios) con la respectiva prueba de diferencia de medias.

CUADRO 3. Estadística básica (mínimo, promedio, desviación, número de mediciones, coeficiente de variación) y prueba de Tukey (α = 0,01) para frecuencia de poros, diámetro de poros y diámetro de punteaduras en 25 especies de Malvaceae.

Especie	Poros/mm^2	Diámetro de poros (µm)	Diámetro de punteaduras (µm)
SUBFAMILIA BOMBACOIDEAE			
Catostemma commune Sandwith	(1,15) 3,63a ± 1,272 (5,77) n = 25; CV = 35,04 %	(120) 185, 6h,i.j ± 31,138 (275) n = 125; CV = 16,78 %	(5) 9,085d,e,f ± 1,52 (12,5) n = 40; CV = 16,73 %
Ceiba pentandra (L.) Gaertn.	(0,38) 3,18a ± 2,09 (8,08) n = 15; CV = 65,72 %	(150) 253,87m ± 62,55 (400) N = 71; CV = 24,64 %	(10) 13,917j ± 2,244 (20) n = 30; CV = 16,13 %
Eryotheca globosa Schott & Endl.	(1,15) 3,23a ± 1,275 (5,77) n = 15; CV = 39,47 %	(120) 223,24k,l ± 53,943 (360) n =74; CV = 24,16 %	(10) 11,583h,i ± 1,39 (15) n = 30; CV = 12 %
Gyranthera caribensis Pittier	(0,77) 2,16a ± 1,077 (3,46) n = 10; CV = 49,86 %	(120) 180,4h,i ± 33,92 (260) n =50; CV = 18,80 %	(7,50) 8,750d,e ± 1,282 (10) n = 20; CV = 14,65 %
Ochroma pyramidale (Cav. ex Lam.) Urb.	(0,38) 2,444a ± 1,789 (6,15) n = 25; CV = 73,19 %	(90) 171,01g,h,i ± 29,288 (240) n =108; CV = 17,12 %	(7,50) 9,563d,e,f,g ± 1,079 (12,50) n = 40; CV = 11,28 %
Pachira insignis (Sw.) Savign.	(0,38) 5,46a,b,c ± 5,751 (17,31) n = 15; CV = 105,33 %	(90) 190,4i,j ± 64,858 (330) n =75; CV = 34,06 %	(7,50) 11,167g,h,i ± 1,94 (15) n = 30; CV = 17,38 %
Pachira minor (Sims) A. Hemsl.	(7,69) 12,77b,c,d,e ± 3,66 (17,31) n = 5; CV = 28,66 %	(90) 113,6a,b,c ± 12,87 (140) n =25; CV = 11,33 %	(7,50) 10,75f,g,h,i ± 2,648 (15) n = 10; CV = 24,63 %
Pachira quinata (Jacq.) W. S.Alverson	(0,77) 2,09a ± 0,746 (3,85) n = 25; CV = 35,69 %	(130) 249,4l,m ± 50,563 (400) n =125; CV = 20,27 %	(7,50) 12,075h,i,j ± 1,832 (15) n = 50; CV = 15,17 %
Pseudobombax septenatum (Jacq.) Dugand	(3,08) 4,77a,b ± 1,479 (6,54) n = 5; CV = 31 %	(170) 211,2j,k ± 30,04 (320) n =25; CV = 14,22 %	(10) 12,5i,j ± 1,178 (15) n = 10; CV = 9,42 %
Quararibea guianensis Aubl.	(10,38) 16,718d,e ± 8,878 (40,77) n = 15; CV = 53,10 %	(80) 106,8a,b ± 10,67 (130) n =75; CV = 9,99 %	(2,50) 2,75a ± 0,605 (5) n = 30; CV = 22 %
SUBFAMILIA BYTTNERIOIDEAE			
Guazuma ulmifolia Lam.	(10,00) 20,369e ± 13,227 (62,69) n = 25; CV = 64,93 %	(80) 117,8a,b,c,d ± 15,67 (150) n =125; CV = 13,30 %	(2,50) 3,675a,b ± 0,991 (5) n = 50; CV = 26,96 %
Herrania albiflora Goudot	(11,54) 16,872d,e ± 4,562 (26,54) n = 15; CV = 27,03 %	(60) 89,2a ± 15,74 (130) n =75; CV = 17,64 %	(5) 6c ± 1,246 (7,50) n = 30; CV = 20,76 %
Theobroma cacao L.	(4,23) 8,392a,b,c,d ± 3,77 (19,11) n = 25; CV = 44,92 %	(70) 105,16a,b ± 18,48 (150) n =125; CV = 17,57 %	(5) 8,35d ± 1,645 (12,50) n = 50; CV = 19,70 %
SUBFAMILIA GREWIOIDEAE			
Apeiba albiflora Ducke	(1,92) 3a ± 0,742 (3,85) n = 5; CV = 24,73 %	(120) 157,2f,g,h ± 21,7 (200) n =25; CV = 13,80 %	(5) 6,25c ± 1,178 (7,50) n = 10; CV = 18,85 %
Apeiba membranacea Spruce ex Benth.	(3,08) 5,232a,b,c ± 1,97 (8,08) n = 5; CV = 37,65 %	(100) 127,2b,c,d,e ± 15,68 (150) n =25; CV = 12,32 %	(5) 6c ± 1,149 (7,50) n = 10; CV = 19,15 %
Apeiba schomburgkii Szyszyl	(2,31) 4,384a,b ± 1,232 (5,38) n = 5; CV = 28,10 %	(110) 158,8f,g,h ± 30,04 (220) n =25; CV = 18,91 %	(5) 5b,c ± 0,00 (5) n = 10; CV = 0 %
Apeiba tiborbou Aubl.	(3,08) 5,1a,b,c ± 2,186 (11,15) n = 25; CV = 42,86 %	(100) 149,33e,f,g ± 18,4 (200) n =75; CV = 12,32 %	(5) 6,292c ± 1,373 (10) n = 30; CV = 21,82 %
Goethalsia meiantha (Donn. Sm.) Burret	(2,31) 4,635a,b ± 2,346 (11,54) n = 20; CV = 50,61 %	(100) 125,45b,c,d,e ± 14,13 (160) n =100; CV = 11,26 %	(5) 6,151c ± 1,176 (7,50) n = 38; CV = 19,12 %
Heliocarpus americanus L.	(2,69) 6,03a,b,c ± 2,88 (10,77) n = 15; CV = 47,76 %	(90) 143,73d,e,f,g ± 21,42 (200) n =75; CV = 14,90 %	(7,50) 10,25e,f,g,h ± 1,518 (12,50) n = 30; CV = 14,81 %
Luehea cymulosa Spruce ex Benth.	(3,08) 7a,b,c ± 2,19 (11,15) n = 15; CV = 31,28 %	(110) 149,2e,f,g ± 24,2 (210) n =75; CV = 16,22 %	(5) 5,833c ± 1,198 (7,50) n = 30; CV = 20,54 %
Luehea seenmanii Triana & Planch.	(4,62) 5,69a,b,c ± 1,03 (6,92) n = 5; CV = 18,10 %	(110) 136,4c,d,e,f ± 21,77 (180) n =25; CV = 15,96 %	(7,50) 8,25d ± 1,207 (10) n = 10; CV = 14,63 %
Luehea speciosa Willd.	(6,92) 13,654c,d,e ± 6,71 (25,77) n = 10; CV = 49,14 %	(100) 119,8b,c.d ± 14,21 (170) n =50; CV = 11,86 %	(5) 6,25c ± 1,282 (7,50) n = 20; CV = 20,51 %
SUBFAMILIA MALVOIDEAE			
Uladendron codesurii Marcano-Berti	(8,08) 10,38a,b,c,d ± 2,1 (13,08) n = 5; CV = 20,23 %	(100) 128b,c,d,e ± 14,433 (160) n =25; CV = 11,27 %	(5) 5b,c ± 0,00 (5) n = 10; CV = 0 %
SUBFAMILIA STERCULIOIDEAE			
Sterculia apetala (Jacq.) H. Karst.	(1,15) 3,88a ± 1,438 (7,31) n = 25; CV = 37,06 %	(160) 253,4m ± 43 (405) n =125; CV = 16,97 %	(6,25) 8,450d,e ± 1,441 (11,25) n = 50; CV = 17,05 %
Sterculia pruriens (Aubl.) K. Schum.	(0,77) 2,95a ± 1,125 (5,38) n = 25; CV = 38,13 %	(140) 226,72k,l,m ± 49,15 (380) n =125; CV = 21,68 %	(5) 8,650d,e ± 1,402 (11,25) n = 50; CV = 16,21 %

CUADRO 4. Estadística básica (mínimo, promedio, desviación, mediciones, coeficiente variación), prueba de Tukey (α = 0,01) de frecuencia y altura de radios en 25 especies de Malvaceae.

Especie	Radios/mm	Altura de radios (µm)
	SUBFAMILIA BOMBACOIDEAE	
Catostemma commune Sandwith	(2) 3,02a,b,c ± 0,553 (4) n = 50; CV = 18,31 %	(400) 1686,60h,i,j,k ± 717,414 (4400) n = 125; CV = 42,53 %
Ceiba pentandra (L.) Gaertn.	(2) 3,05a,b,c ± 0,648 (4) n = 30; CV = 21,24 %	(470) 1399,516e,f,g,h,i,j ± 580,446 (3170) n = 62; CV = 41,47 %
Eryotheca globosa Schott & Endl.	(3) 5,433d,e,f ± 1,194 (8) n = 30; CV = 21,97 %	(430) 1368,666d,e,f,g,h,i ± 640,507 (3480) n = 75; CV = 46,79 %
Gyranthera caribensis Pittier	(2) 2,95a,b ± 0,825 (4) n = 20; CV = 27,96 %	(500) 1514,40f,g,h,i,j ± 531,272 (2930) n = 50; CV = 35,08 %
Ochroma pyramidale (Cav. ex Lam.) Urb.	(1) 2,94a,b ± 0,818 (5) n = 50; CV = 27,82 %	(835) 1868,102i,j,k,l ± 720,206 (4550) n = 108; CV = 38,55 %
Pachira insignis (Sw.) Savign.	(2) 3,766a,b,c,d ± 1,356 (7) n = 30; CV = 36 %	(108) 1162,24b,c,d,e,f,g,h ± 847,619 (6130) n = 75; CV = 72,94 %
Pachira minor (Sims) A. Hemsl.	(3) 5,10d,e,f ± 1,10 (7) n = 10; CV = 21,57 %	(290) 774,40a,b,c ± 453,616 (2170) n = 25; CV = 58,57 %
Pachira quinata (Jacq.) W. S.Alverson	(2) 4,48b,c,d ± 1,403 (8) n = 50; CV = 31,31 %	(360) 1042,84b,c,d,e,f ± 690,381 (6880) n = 125; CV = 66,20 %
Pseudobombax septenatum (Jacq.) Dugand	(2) 5c,d,e,f ± 1,414 (7) n = 10; CV = 28,28 %	(390) 847,20a,b,c,d ± 347,089 (1570) n = 25; CV = 40,97 %
Quararibea guianensis Aubl.	(3) 4,566b,c,d,e ± 1,104 (7) n = 30; CV = 24,18 %	(530) 1889,747i,j,k,l ± 977,051 (5550) n = 75; CV = 51,70 %
	SUBFAMILIA BYTTNERIOIDEAE	
Guazuma ulmifolia Lam.	(3) 5,69d,e,f,g ± 1,467 (10) n = 50; CV = 25,78 %	(150) 719,32a,b,c ± 352,512 (1610) n = 125; CV = 49 %
Herrania albiflora Goudot	(1) 2,233a ± 0,897 (5) n = 30; CV = 40,17 %	(550) 2200,143k,l ± 938,988 (5820) n = 70; CV = 42,68 %
Theobroma cacao L.	(1) 4,78b,c,d,e,f ± 1,855 (9) n = 50; CV = 38,80 %	(640) 1933,68j,k,l ± 909,717 (4630) n = 125; CV = 47,04 %
	SUBFAMILIA GREWIOIDEAE	
Apeiba albiflora Ducke	(4) 7,70h,i ± 2,312 (11) n = 10; CV = 30,02 %	(520) 882b,c,d,e ± 240,815 (1670) n = 25; CV = 27,30 %
Apeiba membranacea Spruce ex Benth.	(3) 5,50d,e,f ± 1,354 (7) n = 10; CV = 24,62 %	(350) 690,40a,b ± 231,741 (1150) n = 25; CV = 33,56%
Apeiba schomburgkii Szyszyl	(3) 7,60g,h,i ± 2,119 (10) n = 10; CV = 27,88 %	(470) 780,40a,b,c ± 190,098 (1110) n = 25; CV = 24,36 %
Apeiba tiborbou Aubl.	(3) 6,70f,g,h ± 1,932 (12) n = 30; CV = 28,83 %	(640) 1063,60b,c,d,e,f,g ± 367,701 (2950) n = 75; CV = 34,57 %
Goethalsia meiantha (Donn. Sm.) Burret	(5) 9,325i,j ± 2,188 (15) n = 40; CV = 23,46 %	(330) 1011,95,b,c,d,e,f ± 432,862 (2520) n = 100; CV = 42,77 %
Heliocarpus americanus L.	(3) 6,566e,f,g,h ± 1,924 (10) n = 30; CV = 29,30 %	(430) 1236,80c,d,e,f,g,h ± 876,673 (4520) n = 75; CV = 70,88 %
Luehea cymulosa Spruce ex Benth.	(3) 10,73j,k ± 3,619 (16) n = 30; CV = 33,72 %	(410) 761,066a,b,c ± 186,53 (1300) n = 75; CV = 24,51 %
Luehea seenmanii Triana & Planch.	(8) 10,80j,k ± 1,229 (12) n = 10; CV = 11,38 %	(590) 732,80a,b,c ± 89,56 (950) n = 25; CV = 12,22 %
Luehea speciosa Willd.	(8) 11,80k ± 2,783 (16) n = 20; CV = 23,58 %	(400) 832,40a,b,c,d ± 411,867 (2000) n = 50; CV = 49,48 %
	SUBFAMILIA MALVOIDEAE	
Uladendron codesurii Marcano-Berti	(9) 9,30i,j ± 0,483 (10) n = 10; CV = 5,19 %	(300) 325,60a ± 60,969 (610) n = 25; CV = 18,72 %
	SUBFAMILIA STERCULIOIDEAE	
Sterculia apetala (Jacq.) H. Karst.	(1,50) 2,26a ± 0,487 (3) n = 50; CV = 21,55 %	(610) 1598,168g,h,i,j ± 551,959 (3350) n = 101; CV = 34,53 %
Sterculia pruriens (Aubl.) K. Schum.	(1) 2,26a ± 0,716 (4) n = 50; CV = 31,68 %	(400) 2290,431l ± 876,278 (5610) n = 116; CV = 38,26 %

CLAVE DE IDENTIFICACIÓN

1 a.Radios de dos tamaños presentes 2
b.Radios de dos tamaños ausentes 9
2 a.Parénquma no lignificado presente 3
b.Parénquima no lignificado ausente 4
3 a.Anillos de crecimiento definidos .. *Apeiba* spp.
b.Anillos de crecimiento no definidos .... *Heliocarpus americanus*
4 a.Fibras septadas .... *Pachira quinata*
b.Fibras no septadas 5
5 a.Cristales prismáticos presentes 6
b.Cristales ausentes .. *Pseudobombax septenatum*
6 a.Radios con más de diez células de ancho presentes .... *Herrania albiflora, Theobroma cacao*
b.Radios con más de diez células de ancho ausentes 7
7 a.Células tipo baldosa presentes .... *Luehea cymulosa, L. speciosa*
b.Células tipo baldosa ausentes 8
8 a.Punteaduras intervasculares pequeñas a medianas, con diámetro inferior a 7,5 µm; radios agregados presentes .... *Goethalsia meiantha*
b.Punteaduras intervasculares grandes, con diámetro superior a 10 µm; radios agregados ausentes .... *Ceiba pentandra*
9 a.Células envolventes presentes 10
b.Células envolventes ausentes 15
10a.Células tipo baldosa presentes 11
b.Células tipo baldosa ausentes 12
11a.Punteaduras intervasculares diminutas a pequeñas, con diámetro menor de 5 µm; frecuencia de poros mayor de 10 por mm^2 .... *Guazuma ulmifolia*
b.Punteaduras intervasculares medianas, con diámetro mayor de 7,5 µm; frecuencia de poros menor de 10 por mm^2 .... *Luehea seemannii*
12a.Sílice presente en células parenquimáticas radiales y/o axiales 13
b.Sílice ausente 14
13a.Menos de 10 poros/mm^2; punteaduras intervasculares grandes, con diámetro mayor de 10 µm .... *Pachira insignis*
b.Más de 10 poros/mm^2; punteaduras intervasculares diminutas a pequeñas, con diámetro menor de 5 µm .... *Quararibea guianensis*
14a.Fibras no estratificadas; radios con menos de 10 células de ancho .... *Gyranthera caribensis*
b.Fibras estratificadas; radios con más de 10 células de ancho .... *Sterculia apetala, S. pruriens*
15a.Parénquima en bandas con más de tres células de ancho presente 16
b. Parénquima en bandas con más de tres células de ancho ausente 17
16a.Radios con más de 10 células de ancho presentes, mayores de 1 mm de altura; punteaduras radiovasculares distintas a las intervasculares; estratificación de parénquima axial ....*Catostemma commune*
b. Radios hasta de 3 células de ancho, menores de 1 mm de altura; punteaduras radiovasculares similares a las intervasculares; estratificación de parénquima axial, radios y fibras .... *Uladendron codesurii*
17a.Fibras de paredes muy gruesas 18
b.Fibras desde paredes muy delgadas .... *Ochroma pyramidale*
18a.Cristales prismáticos en células de parénquima axial y radial; radios mayores de 1 mm de altura .... *Eriotheca globosa*
b. Cristales ausentes; radios menores de 1 mm de altura ....*Pachira minor*

Para las 25 especies estudiadas de Malvaceae, desde el punto de vista anatómico, se encontraron las siguientes características generales:

A) CARACTERÍSTICAS ORGANOLÉPTICAS: la transición entre albura y duramen es abrupta en algunas especies de Bombacoideae y Sterculioideae mientras que en Byttneroideae, Grewioideae, Malvoideae y algunas especies de Bombacoideae y Sterculioideae no se pre-

senta diferenciación de color entre albura y duramen. Olor y sabor indistintos. Lustre bajo a mediano. Grano recto a entrecruzado. Textura fina a gruesa. Muy blanda y liviana hasta dura y pesada.

B) ANILLOS DE CRECIMIENTO: desde indistintos o ausentes hasta claramente definidos, principalmente por reducción de diámetro radial de las fibras y/o engrosamiento de sus paredes; ocasionalmente por radios nodulares.

C) VASOS: porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales, algunas veces arracimados, desde pequeños hasta grandes. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, desde diminutas hasta grandes. Punteaduras radiovasculares generalmente con areola reducida o aparentemente simples y de forma redondeada o alargada; similares a las intervasculares en *Apeiba* spp. (Grewioideae) y *Uladendron codesurii* (Malvoideae).

D) FIBRAS: no septadas, excepto en *Pachira quinata*, paredes desde muy delgadas en *Ochroma pyramidale* hasta muy gruesas en *Catostemma commune*, *Eriotheca globosa*, *Pachira insignis*, *P. minor* y *Uladendron codesurii*; ocasionalmente muy gruesas en *Luehea cymulosa*, *L. seemannii* y *Sterculia apetala*; punteaduras indistintamente areoladas.

E) PARÉNQUIMA: apotraqueal difuso, difuso en agregados, paratraqueal escaso y vasicéntrico delgado; predominantemente en bandas con más de tres células de ancho en *Catostemma commune* y *Uladendron codesurii*; en series predominantemente de 4 células de ancho. Parénquima no lignificado en *Apeiba* spp. y *Heliocarpus americanus*, ocasionalmente en *Catostemma commune* en forma de bandas donde se combina con parénquima lignificado.

F) RADIOS: exclusivamente heterocelulares en especies de las cuatro subfamilias; algunas veces combinados con homocelulares de células procumbentes en *Pachira quinata* u homocelulares de células cuadradas o erectas en *Herrania albiflora*, *Theobroma cacao*, *Apeiba tibourbou*, *Luehea* spp. Radios de dos tamaños en algunos representantes de Bombacoideae (*Ceiba pentandra*, *Pachira quinata*, *Pseudobombax septenatum*), Byttneroideae (*Herrania albiflora*, *Guazuma ulmifolia*, *Theobroma cacao*) y Grewioideae (*Apeiba* spp., *Goethalsia meiantha*, *Heliocarpus americanus*, *Luehea cymulosa*, *L. Speciosa*). Radios agregados presentes en *Guazuma ulmifolia* (Byttneroideae), *Theobroma cacao* (Byttneroideae) y en las especies de Grewioideae y Sterculioideae. Células envolventes en representantes de Bombacoideae (*Ceiba pentandra*, *Gyranthera caribensis*, *Pachira insignis*, *P. quinata*, *Quararibea guianensis*), Byttneroideae (*Herrania albiflora*, *Guazuma ulmifolia*, *Theobroma cacao*), Grewioideae (*Apeiba* spp., *Goethalsia meiantha*, *Heliocarpus americanus*, *Luehea cymulosa*, *L. seenmannii*) y Sterculioideae (*Sterculia apetala*, *S. pruriens*). Células tipo baldosa sólo en representantes de Byttneroideae (*Guazuma ulmifolia*) y Grewioideae (*Luehea* spp.). Células radiales perforadas ocasionalmente en *Sterculia pruriens* (Sterculioideae).

G) ESTRUCTURA ESTRATIFICADA: generalmente en parénquima axial; en algunas especies combinada con estratificación en radios bajos. Presente en fibras (*Apeiba schomburgkii*, *Luehea cymulosa*, *L. speciosa*, *Sterculia apetala*, *S. pruriens*). Estratificación total en *Uladendron codesurii* (Malvoideae). Ausente en *Ochroma pyramidale*.

H) SUSTANCIAS MINERALES: cristales prismáticos en parénquima axial y/o radial de todas las especies excepto en algunos representantes de Bombacoideae (*Ochroma pyramidale*, *Pachira minor*, *Pseudobombax septenatum*). Sílice en células parenquimáticas axiales y/o radiales de *Pachira insignis* y *Quararibea guianensis*.

Se hace difícil establecer una clara separación, con base a características anatómicas de la madera, a nivel de subfamilia. Aún cuando existen algunas características que se restringieron a determinadas subfamilias, no se mantienen de manera constante dentro de todos los representantes de las mismas. Por ejemplo, la presencia de sílice sólo se observó en la subfamilia Bombacoideae, pero la mayoría de las especies de dicha subfamilia no desarrollaron ese tipo de sustancia mineral. Las células tipo baldosa sólo estuvieron presentes en Byttneroideae y Grewioideae, pero no se observaron en todos los representantes de cada una de esas subfamilias. Igual situación se puede mencionar para el parénquima no lignificado el cual aparece de manera constante sólo en algunas especies de Grewioideae, pero no en la totalidad de las mismas. La estratificación, principalmente de parénquima axial, estuvo presente en todas las subfamilias aunque la única especie donde se presentó estratificación de todos los elementos celulares fue en *Uladendron codesurii*.

A nivel de características cuantitativas se encontró, para cada carácter, una alta variación incluso entre especies pertenecientes a una misma subfamilia (CUADRO 3, 4), lo cual se manifestó en la formación de grupos estadísticamente diferentes (Tukey, α = 0,01) y esto permitió la utilización de elementos cuantitativos para separar algunas especies donde los aspectos cualitativos muestran gran similitud. La frecuencia de poros varió entre un mínimo de 2,09 poros/mm^2 en *Pachira quinata* (Bombacoideae) y un máximo de 20,4 poros//mm^2 en *Guazuma ulmifolia* (Byttneroideae). De acuerdo a las categorías establecidas por IAWA Committee (1989), el promedio de frecuencia de poros se ubicó principalmente en las categorías I (< 5 poros/mm^2) y II (5-20 poros/mm^2) con el 48 % de las especies estudiadas en cada una de esas categorías mientras que el 4 % restante correspondió a la categoría III (20-40 poros/mm^2), pero con un valor muy cercano al límite superior de la categoría II y, de acuerdo a la prueba de Tukey (α =0,01), se puede considerar que estadísticamente corresponde a la categoría II. A nivel de subfamilias, la Bombacoideae y Grewioideae se distribuyeron entre las categorías I y II, la Byttneroideae entre las categorías II y III, la única especie estudiada de Malvoideae en la categoría II y las dos especies de Sterculoideae se ubicaron en la categoría I. Con relación al diámetro de poros, los valores oscilaron desde un mínimo de 89 µm en *Herrania albiflora* y un máximo aproximado de 254 µm en *Ceiba pentandra* y *Sterculia apetala*. La distribución porcentual en las categorías de IAWA Committee (1989), el 72 % de las especies corresponde a la categoría III (100-200 µm) e incluye representantes de todas las subfamilias, 24 % en la categoría IV (> 200 µm) con especies de Bombacoideae y Sterculioideae y el 4 % restante en la categoría II (50-100 µm) y sólo incluyó una especie de Byttneroideae. El diámetro de pun-teaduras fue la característica cuantitativa con mayor variación y se encontraron especies en las diferentes categorías establecidas por IAWA Committe (1989), desde diminutas hasta gran-des: el grupo más representativo fue el de punteaduras pequeñas (4-7 µm) con el 36 % de las especies y representado por las sub-

familias Byttneroideae, Grewioideae y Malvoideae; las categorías de punteaduras medianas (7-10 µm) y grandes (>10 µm) tuvieron la misma proporción porcentual con 28 % cada una. En el caso de las punteaduras medianas, estuvieron representadas todas las subfamilias con la excepción de Malvoideae mientras que las pun-teaduras grandes incluyeron a la familia Bom-bacoideae y Grewioideae. Las punteaduras diminutas (< 4 µm) incluyó dos especies pertenecientes a Bombacoideae y Byttneroideae lo cual representa el 8 % de las especies estudiadas. El mayor rango de variación correspondió a la Bombacoideae donde se presentaron punteaduras desde diminutas hasta grandes. Con respecto a los radios, la frecuencia se distribuyó entre dos categorías de IAWA Committee (1989): 68 % de las especies se ubicaron en la categoría II e incluyó representantes de todas las subfamilias con excepción de la Sterculioideae; el 32 % restante correspondió a la categoría I (< 4 radios/mm) con especies de Bombacoideae, Byttneroideae y Sterculioideae. En relación a la altura de radios, el 40 % de las es-pecies presentaron radios con altura promedio correspondientes a la categoría I (< 1 mm) y el 60 % restante se ubicaron en la categoría II (> 1 mm); en la categoría I se encontraron representantes de todas las subfamilias con la excepción de Sterculiodeae mientras que en la categoría II, la única subfamilia no representada fue la Malvoideae. En general, las mayores alturas correspondieron a Bombacoideae, Byttneroideae y Sterculioideae, con el mayor valor en *Sterculia pruriens*.

Las características de las especies estudiadas coinciden con los reportes de otros autores como Angarita (1981), Den Outer & Schütz (1981), Déttiene *et al.* (1983), Valverde (1994) y León (2014, 2015b). Algunos aspectos importantes son los mencionados por Miller (1981) con relación a la presencia de punteaduras intervasculares diminutas en *Quararibea* donde indica que, junto con *Matisia* y *Phragmoteca*, son los únicos géneros ubicados en lo que antes era la familia Bombacaceae con ese tipo de punteaduras. Con respecto a *Uladendron codesurii*, el único reporte disponible es el presentado por Pinto (1978), quien también menciona que todos los elementos celulares se encuentran estratificados; carácter de gran importancia en el sentido que fue la única especie de las 25 estudiadas que presentó estratificación total. Por otra parte, la presencia de células tipo baldosa sólo se encontraron en *Guazuma ulmifolia* y *Luehea* spp.; coincidiendo con lo mencionado por Kribs (1968) en *Luehea divaricata*, Welle & Détienne (1995) para *L. speciosa* y Sonsin *et al.* (2014) en *L. grandifolia*. En el caso de *Guazuma ulmifolia*, la presencia de células tipo baldosa ha sido reportada por algunos autores como Kribs (1968), Barajas & León (1989) y León (2012, 2014). Es necesario mencionar que este tipo de células también se presenta en la subfamilia Helicteroideae (*Durio* spp., *Kostermansia malayana*) y Dombeyoideae (*Pterospermum* spp.).

La dificultad para la separación de algunas de las especies estudiadas conincide con lo encontrado por Den Outer & Schütz (1981) quienes mencionan que las especies de *Apeiba* Aubl. muestran muchas similitudes en su anatomía xilemática y no es posible su separación con base a la estructura de la madera.

CONCLUSIONES

A) Desde el punto de vista de extructura xilemática, no es posible la separación de las diferentes subfamilias estudiadas. Aún cuando se presentan algunas características de valor en el diagnóstico (células tipo baldosa, cristales, sílice, parénquima no ligni-

ficado, entre otras), las mismas no se mantienen de manera constante en todos los representantes de las subfamilias estudiadas y se pueden distribuir entre las diferentes subfamilias.

B) A nivel de especies, se logró elaborar una clave que permitió la separación de 15 especies (60 % del material estudiado) mientras que otras especies se pueden ubicar en grupos. El caso más representativo fue el de las cuatro especies de *Apeiba* (*A. albiflora*, *A. membranaceae*, *A. schomburgkii*, *A. Tibourbou*) las cuales pueden ser fácilmente separadas del resto de las especies por la presencia de parénquima no lignificado, pero no se pueden separar entre sí. Igual situación se presenta con *Sterculia apetala* y *S. pruriens* las cuales no es posible diferenciarlas entre sí. Esta situación también se presentó entre especies de géneros diferentes pero pertenecientes a una misma subfamilia como es el caso de *Herrania albiflora* y *Theobroma cacao* (Byttneroideae).

AGRADECIMIENTOS

Al Ing. Agrónomo Julio C. Maldonado Rangel (Laboratorio de Anatomía de Maderas de la Universidad de Los Andes) por la preparación del material para el estudio microscópico.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVERSON, W., K. KAROL, D. BAUM, M., S. SWENSEN, R. MCCOURT & K. SYTSMA. 1998. Circumscription of the Malvales and relationships to other Rosidae: evidence from RBCL sequence data. *American Journal of Botany* 85: 876-887.

ALVES, I., I. DANTAS, J. DE MELO & D. DE CASTRO. 2011. A familia Malvaceae sensu lato en uma área do Agreste Paraibano, nordeste do Brasil. *Revista de Biología e Farmacia* 6: 1-20.

ANGARITA, N. 1981. *Estudio anatómico de algunas especies de la familia Bombacaceae*. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Escuela de Ingeniería Forestal. Mérida, Venezuela. 46 p. (Trabajo de ascenso).

APG. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-436.

APG. 2009. An update of the Angiosperm Philogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.

APG. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20.

BARAJAS, J. & C. LEÓN. 1989. *Anatomía de maderas de México: especies de una selva baja caducifolia*. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. Serie Publicaciones Especiales 1. México D.F. 126 p.

BARAJAS-MORALES, J., G. ANGELES & P. SOLÍS. 1997. *Anatomia de maderas de Mexico: especies de una selva alta perennifolia 1*. UNAM Instituto de Biología Publicaciones Especiales 16, 126 p.

BAY CHASEER, C. & K. KUBITZKI. 2003. Malvaceae. In: *The families and genera of vascular plants Vol. V: Flowering plants. Dicotyledons*, 225-311. K. Kubitzki y C. Bayer (eds.). Springer Verlag. Berlin.

CHATTAWAY, M. 1937. The wood anatomy of the family Sterculiaceae. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. Series B-Biological Sciences 228: 313-365.

COROTHIE, H. 1967. *Estructura anatómica de 47 maderas de la Guayana venezolana y clave para su identificación*. Universidad de Los Andes. Laboratorio Nacional de Productos Forestales. Mérida, Venezuela. 125 p.

CRONQUIST, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press. New York.

CRONQUIST, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. New York Botanical Garden. 2nd Edition. New York.

DAHLGREN, G. 1989. The last Dahlgrenogram: system of classification of the dycotyledons. In: *Plant taxonomy, phytogeography and related subjects*, 249-260. K. Tan, R. Mill y T. Elias (eds.). Edinburgh University. Edinburgh.

DEN OUTER, R. & P. SCHÜTZ. 1981. Wood anatomy of *Apeiba* (Tiliaceae). *IAWA Bull. n.s.* 2: 187-192.

DÉTIENNE, P., P. JACQUET & A. MARIAUX. 1982. *Manuel d´identification des bois tropicaux. Tome 3: Guyane francaise*. Centre Technique Forestier Tropical. Marne, Francia. 315 p.

DÉTIENNE, P., A. LOUREIRO & P. JACQUET. 1983. Estudo anatómico do lenho da familia Bombacaceae da América. *Acta Amazónica* 13: 831-867.

GÁMEZ, L. 2013. Estudio ecoanatómico de cuatro especies arbóreas de Malvaceae en la estación experimental Caparo, estado Barinas (Venezuela). *Pittieria* 37: 41-51.

HOKCHE, O., P. BERRY & O. HUBER. 2008. *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela*. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser. Caracas. 859 p.

IAWA COMMITTE. 1989. IAWA List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin n.s*. 10: 219-332.

JUNAC. 1981. *Descripción general y anatómica de 105 maderas del Grupo Andino*. Junta del Acuerdo de Cartagena. Lima, Perú. 441 p.

KRIBS, D. 1968. *Commercial foreign woods on the american market*. Dover Publications Inc. New York 241 p.

LARAÑO A. & I. BUOT. 2010. Leaf architecture of selected species of Malvaceae *sensu* APG and its taxonomic significance. *Philippine Journal of Systematic Biology* Vol. IV: 21-54.

LEÓN H., W. 2002. *Anatomía e Identificación Macroscópica de Maderas*. Universidad de Los Andes. Consejo de Publicaciones y Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico. Mérida, Venezuela. 120 p.

LEÓN H., W. 2012. Anatomía de la madera de 69 especies de la Reserva Forestal Caparo (Barinas, Venezuela). *Revista Forestal Venezolana* 56: 167-195.

LEÓN H., W. 2014. *Anatomía de maderas de 108 especies de Venezuela*. Pittiera. Serie Publicaciones Especiales PE 1. Mérida, Venezuela. 263 p.

LEÓN H., W. 2015a. Anatomía de la madera de 87 especies de la Reserva Forestal Ticoporo (Barinas, Venezuela). *Pittieria* 39: 107-169.

LEÓN H., W. 2015b. Anatomía xilemática de tronco y ramas de *Theobroma cacao* L. (Malvaceae: Byttneroideae). *Ernstia* 25: 1-17.

LINDORF, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA J*. 15: 361-376.

MAINIERI, C. & J. PERES. 1989. *Fichas de características das madeiras brasileiras*. Instituto de PesquisasTecnológicas. Divisao de Madeiras. Sao Paulo, Brasil. 420 p.

MABBERLEY, D. 1990. *The plant-book*. Cambridge University Press. Cambridge, England. 706 p.

METCALFE, C. & L. CHALK. 1950. *Anatomy of Dycotiledons Vol. I*. Clarendon Press. Oxford. 724 p.

MILLER, R. 1981. Wood anatomy of *Phragmotheca* (Bombacaceae). *Brittonia* 43 (2): 88-92.

MILLER, R. & P. DÉTIENNE. 2001. *Major timbers of Guyana. Wood anatomy*.Tropenbos International. Wageningen. 218 p.

NARDI, R. & M. EDLMANN. 1992. *Legnami tropicali importante in Italia: Anatomia e identificazione. Volume II: America Latina*. Instituto di Assestamento e Tecnologia Forestale. Universitá di Firenze. Firenze. 406 p.

NORDAHLIA, A., T. NORAINI, R. CHUNG, S. LIM, I. NADIAH, N. AZAHANA, & N. SOLHANI. 2016a. Comparative wood anatomy of three *Bombax* species and *Ceiba pentandra* (Malvaceae: Bombacoideae) in Malaysia. *Malayan Nature Journal* 68: 203-216.

NORDAHLIA, A., T. NORAINI, R. CHUNG, I. NADIAH, S. LIM, A. NORAZAHANA & S. NOORSOLIHANI. 2016b. Wood anatomical characteristics of *Durio* Adans. (Malvaceae-Helicteroideae: Durioneae). In *2016 UKM FST Postgraduate Colloquium: Proceedings of the Universiti Kebangsaan Malaysia, Faculty of Science and Technology 2016 Postgraduate Colloquium* (Vol. 1784). [060030] American Institute of Physics Inc.. DOI: 10.1063/1.4966868

PATEL, R. 1988. Wood anatomy of dicotyledons indigenous to New Zealand. 17. Tiliaceae. *New Zealand Journal of Botany* 26: 337-343.

PAULA. E. de. 1976. Estudos sobre Bombacaceae: Investigacao anatomica das madeiras de *Catostemma commune* Sandwith, *Catostemma sclerophyllum* Ducke e *Scleronema micranthum* (Ducke) Ducke, com vistas a polpa, papel e taxinomia. *Acta Amazonica* 6: 155-161.

PÉREZ M., A. 1973. Estructura anatómica de 37 maderas de la Guayana venezolana y clave para su identificación. *Acta Botánica Venezuelica* 8: 9-109.

PÉREZ M., A. 1993. Anatomía e identificación de 40 maderas del bosque La Mucuy, estado Mérida. *Pittieria* 20: 5-78.

PINTO, L. 1978. Descripción anatómica del leño de *Uladendron codesurii* Marcano-Berti (Malvaceae). *Pittieria* 7: 31-34.

RICHTER, G. 1969. *General, macro and microscopic characteristics of 113 panamanian species*. Instituto Intearmericano de Ciencias Agricolas. Turrialba. 233 p.

SAID, W., N. EHSAN & N. KHALIFA. 2013. Comparative study of three species of Malvatheca (Bombacoideae and Malvoideae Malvaceae sensu lato) using morphological, anatomical and RAPD-PCR analyses. *Advances in Enviromental Biology* 7: 415-426.

SONSIN, J., P. GASSON, S. MACHADO, C. CAUM & C. MARCATI. 2014. *Atlas da diversidade de madeiras do cerrado paulista*. Fundacao de Estudos e Pesquisas Agricolas e Florestais. Sao Paulo, Brasil.

STEVENS, P. 2017. Angiosperm Phylogeny Website. http://www.mobot.org/MOBOT/ research/APweb

TAIA, W. 2009. General view of Malvaceae Juss. S.L. and taxonomic revision of genus *Abutilon* Mill. in Saudi Arabia. *JKAU Science* 21(2): 349-363.

TAKTHAJAN, A. 1980. Outline of the classification of the flowering plants (Magnoliophyta). Bot. Rev. 46 (3): 226-359.

TAKTHAJAN, A. 1997. *Diversity and classification of flowering plants*. Columbia University Press. New York.

VALVERDE, L. 1994. *Estudio anatómico y dendrológico de los árboles de la familia Tiliaceae del área de protección del río Zulia, Santa Bárbara, estado Barinas*. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Centro de Estudios Forestales de Postgrado. Mérida, Venezuela. 113 p. (Tesis de grado).

VALVERDE, L. & A. RINCÓN. 2008. Anatomía de la madera de 3 especies de la familia Tiliaceae en Venezuela. *Agricultura Andina* 14: 85-99.

WALSH, M. 1975. Xylem anatomy of *Hibiscus* (Malvaceae) in relation to habit. *Botanical Gazette* 136 (1): 30-40.

WELLE, B. TER & P. DÉTIENNE. 1995. Wood and timber. Tiliaceae. Dipterocarpaceae. pp 53-67 In: A.R.A. Görts-Van Rijn (ed.). *Flora of the Guianas*. Kloetz Scientific Books

WHEELER, E. & P. BAAS. 1994. Wood identification. A review. *IAWA Journal* 19: 241-264.

ISSN [e] 2244-8888

Pittieria
43
ENERO-DICIEMBRE 2019 *págs. 34-42*

TAXONOMÍA Y FITOGEOGRAFÍA DE DOS ESPECIES DE *SOLANUM* L. SUBGÉNERO LEPTOSTEMONUM DE VENEZUELA

TAXONOMY AND PHYTOGEOGRAPHY OF TWO SPECIES OF *SOLANUM* L. SUBGENUS LEPTOSTEMONUM FROM VENEZUELA

por

CARMEN E. BENÍTEZ DE ROJAS

Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela,
Maracay, Aragua 2101, Venezuela. Email: cbenitez22@gmail.com

RECIBIDO: ABRIL 30 DE 2019 / **ACEPTADO:** OCTUBRE 11 DE 2019

RESUMEN

Como parte del proyecto "Contribución al estudio de la familia Solanaceae", en el presente trabajo son examinadas las especies *Solanum gardneri* y *S. jamaicense* pertenecientes al subgénero Leptostemonum de la familia Solanaceae, especies de amplia distribución en Venezuela y cuyo objetivo es generar información florística y fitogeográfica de dichas especies muy frecuentes en crecimientos secundarios en áreas xerofíticas del país. La división sub-seccional fue considerada así como también el estatus nomenclatural, la descripción morfológica, distribución geográfica, material examinado, clave de las especies y finalmente ilustraciones.

PALABRAS CLAVE: Taxonomía, fitogeografía, subgénero Leptostemonum, Solanum, Solanaceae, Venezuela.

ABSTRACT

To continue with the ongoing project "Contribution to study of the Solanaceae family", in the present work are examined the species *Solanum gardneri* and *S. jamaicense* belong to the subgenus Leptostemonum, with the object to generate floristic and phytogeography information of these species very frequently in secondary growing in zone xerophyte of the country, so as considering their nomenclatural status, morphological description, phytogeography, distribution, herbaria material, key to the species and illustration.

KEY WORDS: Taxonomy, phytogeography, subgenus Leptostemonum, Solanum, Solanaceae, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Solanum L. el género más grande de las Solanaceae alrededor del mundo, con casi 1250 especies muchas de las cuales son económicamente importantes. D´Arcy (1991) estimó que su número era aproximadamente 1000. De acuerdo con Nee (1999) está dividido en tres subgéneros de entre los cuales se encuentra el subgénero Leptostemonum (Dunal 1852), caracterizado fundamentalmente por contener inflorescencias extraxilares, anteras largas adelgazándose hacia su extremo superior y dehiscentes mediante poros apicales retrorsos. Son plantas armadas con espinas (con algunas excepciones), pelos estrellados entre mezclados con cerdas. Contiene diez secciones (clados) de entre las cuales en la Sección Micracantha (Dunal 1813) se encuentra *Solanum jamaicense* Miller, y en la Sección Persicariae (Dunal 1813) se ubica *Solanum gardneri* Sendtn. En 1984 Whalen agrupó Leptostemonum con 34 grupos de especies, fundamentado en caracteres morfológicos, carpológicos y patrones de expresión sexual. Levin *et al.* (2006) sustentados en secuencias de ADN de regiones nucleares, han encontrado 10 clados para el nuevo mundo, que guardan correspondencia con Secciones descritas bajo el sugénero Leptostemonum (con aproximadamente 200 especies) y las consideradas por Nee (1999).

Especies de este subgénero revisten importancia económica tales como el "lulo" *Solanum quitoense* Lam. (Sección Lasiocarpa), "araña gato" *Solanum jamaicense* Miller (Sección Micracantha), "manzana del diablo" *Solanum mammosum* L. (Sección Aconthophora), "árbol de la papa" *Solanum grandiflorum* Ruiz et Pav. (Sección Crinitum), "tomatico" *Solanum gardneri* Sendtn. (Sección Persicariae).

En la presente entrega se hace un análisis de *Solanum gardneri* Sendtn. y *Solanum jamaicense* Miller. La primera de la Sección Persicariae (Dunal 1813) y la segunda de la Sección Micracantha (Dunal 1813). En dicho análisis se incluye aspectos de taxonomía, estatus nomenclatural, fitogeografía, especímenes citados y herbarios de depósito, clave para las especies y finalmente ilustraciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se fundamentó en observaciones de material fresco en campo y herborizado depositado en diferentes herbarios (CUADRO 1). Igualmente se consultó la literatura pertinente pudiéndose así definir el estatus nomenclatural actual, tanto de Secciones como de especies. La consulta de las páginas WEB Tropicos 2018 e International Plant Names Index 2013 fue de especial utilidad referente a sinonimia específica. Cada especie se documentó con descripción morfológica, fitogeográfica, tipo nomenclatural, sinonimia, nombres comunes, especímenes citados y sus respectivos herbarios de depósito. También se presenta clave e ilustración de las especies aquí tratadas.

RESULTADOS

DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES

Solanum gardneri Sendtn. In Martius, Flora Brasiliensis 10: 69. 1846. Type: Brasil, Alagoas, G. Gardner 1376; no date; Brasil (W). Isotype US 1066569 (fide M. Nee), (FIGURA 1).

Solanum margaritense Johnston. Type: Venezuela: El Valle, at the side of the river trail, 20 Aug 1903. Johnston 315.F.

Solanum salsum Standl. ex Ll. Williams Type: Mexico: Oaxaca: Salina Cruz on Rocky slope above seashores, Junio 1937. Ll Williams 9706 F

CUADRO 1. Distribución geográfica, descripción morfológica y herbarios de depósito de las especies *Solanum gardneri* Sendtn. y *Solanum jamaicense* Miller, reportadas en Venezuela.

ESPECIE	LOCALIDAD	DESCRIPCIÓN	COLECTOR/ NUMERO DE COLECCIÓN Y HERBARIO DE DEPOSITO
S. gardneri	Entre Cantaura y el río Guaria, en la carretera Santomé-Barcelona. Estado: Anzoátegui		H. Pittier 14807 VEN
	Potrero Nº1, Fundo Villa Rica, Mpo. San Mateo. Dtto. Libertad. 05 de agosto 1991. Estado: Anzoátegui	Arbusto armado, frecuente, 1,5 m de alto, fruto esférico de color rojo brillante cuando maduro, sabor similar al tomate, apenas dulce, no ácido, comestible. Hojas marchitándose por haber sido rociadas con 2,4-D. Terreno plano, a pleno sol, suelo franco-arcilloso; vegetación graminiforme (pasto estrella africana).	S. Tillet, G. De Martino, M. Ramírez y J. Simoza. 1302. MYF.
	Puerto Cabello. Estado: Carabobo		Curran y Haman s/n. VEN.
	Carretera Vieja Caracas-La Guaira. Enero 1965. Distrito Federal.	Arbusto espinoso de unos 2 m de alto, corola con pétalos blancos y anteras amarillas.	L. Aristeguieta. 9411 MO.
	Lomas áridas entre la Guaira y Caracas. 100-120 msnm. s/f. Distrito Federal.	______	H. Pittier 13364. VEN. (aparece en la documentación de Jhonston como S. margaritense)
	Colinas del Jardín Botánico. 900-950 msnm. 24/04/1979. Distrito Federal.	Arbusto de un metro alto. Hojas blancas, escamosas en el envés. Pétalos blancos. Anteras amarillas.	Paul E. Berry. 3507 MO.
	Jardín Botánico. Áreas del bosque intervenido y del sector hortícola. Aprox. 500 msnm. 24/Junio/ 1978 Distrito Federal.	Arbusto 2 m de altura. Corola blanca. Anteras amarillas.	Ronald Liesner. 5335. MO.
	Entre el Sombrero y la vía hacia la finca El Roble. 15/08/1987. Estado: Guárico.	Arbusto, ramas recostadizas, hojas verdes claro por el envés. Corola blanca.	Carmen Benítez de Rojas y Francisco Rojas. 3724. MO, MY.
	Potrero Los Conucos, Mata Oscura, Finca Santa Marta. Mpo. El Socorro, Dtto Infante. 07 de junio 1980. Estado: Guárico.	Árbol 6 m de alto, 6 cm de diámetro, flores blancas, estambres de color azufre.	A. Delgado y G. de Martino. 259. MO
	Cardonal y bosque espinoso, carretera entre Cúpira y Boca de Uchire, Mar Caribe. Mpo, Pedro Gual. 10º 11' Lat N 65º 29' Long. 0 msnm. Septiembre 1997. Estado: Miranda	Arbusto, flores blancas, frutos rojos.	Ángel Fernández 11556. IVIC.
	En laderas forestales, Mpo. Baruta, Colinas de Bello Monte del Instituto de Biología Experimental de la UCV. 1100 msnm. s/f. Estado: Miranda	Arbusto 2 m de alto. Corola blanca.	Ángel Fernández. 18559. IVIC.
	Camino de La Sierra. 10/12/1959. Estado: Nueva Esparta	Arbusto 3 m de alto, flor amarilla, relativamente escaso.	Domínguez 242-CAR.
	Isla de Margarita. Mpo. Antolín del Campo, alrededor de El Tirano y Cerro Traga Plata, en Laderas con suelos rocosos y descubiertos. 11º 06' Lat N. 63º 52' W. 0-200 msnm. 26/08/2000. Estado: Nueva Esparta	Arbusto 1 m de alto, flores blancas, f rutos anaranjados.	Ángel Fernández, Valentina Milano y Beatriz Williams. 16878. IVIC.
	Bolívar-Isla de Margarita. 70 msnm. 24/08/1953. Estado: Nueva Esparta	Frútice de 0,70 m. Fruto baya roja.	Jesús Hoyos. 1310. CAR

→

CUADRO 1. Continuación.

ESPECIE	LOCALIDAD	DESCRIPCIÓN	COLECTOR/ NUMERO DE COLECCIÓN Y HERBARIO DE DEPOSITO
S. gardneri	Salamanca, en Isla de Margarita. 0.80 msnm. 18/08/1953. Estado: Nueva Esparta	Frútice 0,80 m.	Jesús Hoyos y Foldats. 2634. CAR.
	Cerro El Maco, Isla de Margarita. Bosque xerofítico-deciduo. 25/08/1984. Estado: Nueva Esparta	Arbusto de 1-2 m. Tomento ferrugíneo. Espinas abundantes menores entre las hojas. Frutos rojos.	Jesús Hoyos 4895. CAR.
	Los Bagres. Isla de Margarita. 21/12/1951. Estado: Nueva Esparta	Frútice 0,80 m. Flor blanca.	G. Linares. 404. CAR.
	Aguas Calientes, vía Cumanacoa. Dtto Sucre. Crece en suelos despejados y alterados. 08/07/1970. Estado: Sucre	Arbusto armado. Flores moradas.	Luis Cumana. 125. IRBR, WIS.
	Yauaracal. Parque Mochima. Mpo. Sucre. Estado: Sucre	______	Luís Cumana 636. IRBR.
	Aguas Calientes, vía Cumanacoa. Mpo. Sucre. Estado: Sucre	______	Luís Cumana 1776. IRBR
	Chiguana, Península de Araya. Mpo. Ribero. Estado: Sucre	______	Lampe 45. IRBR.
	Parroquia Catialamar. Centro de adiestramiento naval, Bosque muy seco. 10º 36′ 30″ N. 67º 02′ W. 5 msnm. 15/08/1987. Estado: Vargas	Arbusto 1,5 m de alto. Frutos bayas de color rojo.	Anibal Castillo. 2525. VEN, MO.
	Parroquia Catialamar. Centro de adiestramiento naval, Bosque muy seco. 10º 36′ 30″ N. 67º 02′ W. 5 msnm. 29/06/1988. Estado: Vargas	Hierba 1-1,5 m de alto, flores blancas.	Anibal Castillo. 2877. VEN, MO.
	Mpo. Carayaca. 5 km antes de Tarma. En suelos alterados. 10º33′ N. 67º 09? W. 150 msnm. Junio 2002. Estado: Vargas	Arbusto. Pétalos blancos.	Ángel Fernández, Anibal Castillo, Reina Gonto. 18705. IVIC.
S. jamaicense	Vega del río Güibimba, herbazal inundado. Mpo. Freites, al sur de Los Alatriques. 9º 07′ 02″ N. 63º 45 ′31″ W. 174 msnm. Julio/2003. Estado: Anzoátegui	Arbusto de 1,7 m de alto. Flores amarillo muy claro.	Ángel Fernández 19725. IVIC.
	Entre Río Frío y Caño Yaguaima. 100 msnm. 24/01/1981. Estado: Sucre	Hierba armada, flores blancas.	Carmen E. Benítez de Rojas y F. Rojas. 2912. MY.
	Carretera Carúpano-Irapa. Sector Coralito. Hacia el sur de El Rincón. 28/12/1981. Estado: Sucre	Hierba de flores blancas.	Carmen E. Benítez de Rojas y F. Rojas. 2951. MY.
	Mpo. Arismendi. Carretera Santa Cruz-Buenos Aires al SE de San Juan de Las Galdonas. 10º 40′ N. 63º 48′ W. 400-800 msm. 08/ 05/ 1999. Estado: Sucre	Arbusto de 0,5 m de Alto. Flores blancas y frutos rojos.	Ángel Fernández, F. Michelangeli, T. Rodríguez. 14384. IVIC.
	Península de Paria. Carretera Carúpano-Güiria. El Pilar. En Jardín Botánico. 10º 33′ 61 10 W. 20-50 msnm. 06/04/2004. Estado: Sucre	Arbusto espinoso, frutos inmaduros verdes.	W. Meier and Molina. 10494. MY, VEN.
	Carretera Puerto La cruz. Km 18. Mpo. Sucre. Estado: Sucre	_____	Torres 2028. IRBR.
	Tacal, Cumaná. Mpo. Sucre. Estado: Sucre	_____	Cumana 222. IRBR.
	Serrania de Ziruma. Pastizal en selva siempreverde asoleada. 1700 msnm. 18/08/1979. Estado: Zulia	Hierba de 0,5 a 1 m de alto. Corola blanca. Anteras amarillas. Frutos rojos.	R. Wingfield. 6930. UNEFM. IVIC.

Arbusto de 0,5-3 m de alto, ramas recostadizas, tortuosas, ramificándose a partir de aproximadamente 4 m, a veces alcanzando altura de hasta 6 m y 6 cm diámetro, con espinas de base ancha, rectas y endurecidas, de 5-7 mm de largo, cubierto con tricomas ferruginosos, estrellados y densos. Hojas en grupos de 2-4, láminas de 5-5 x 1-3,5 cm ligeramente estrellado, pubescentes, pálidas en el envés, ovadas, agudas en el ápice o cortamente acuminadas,

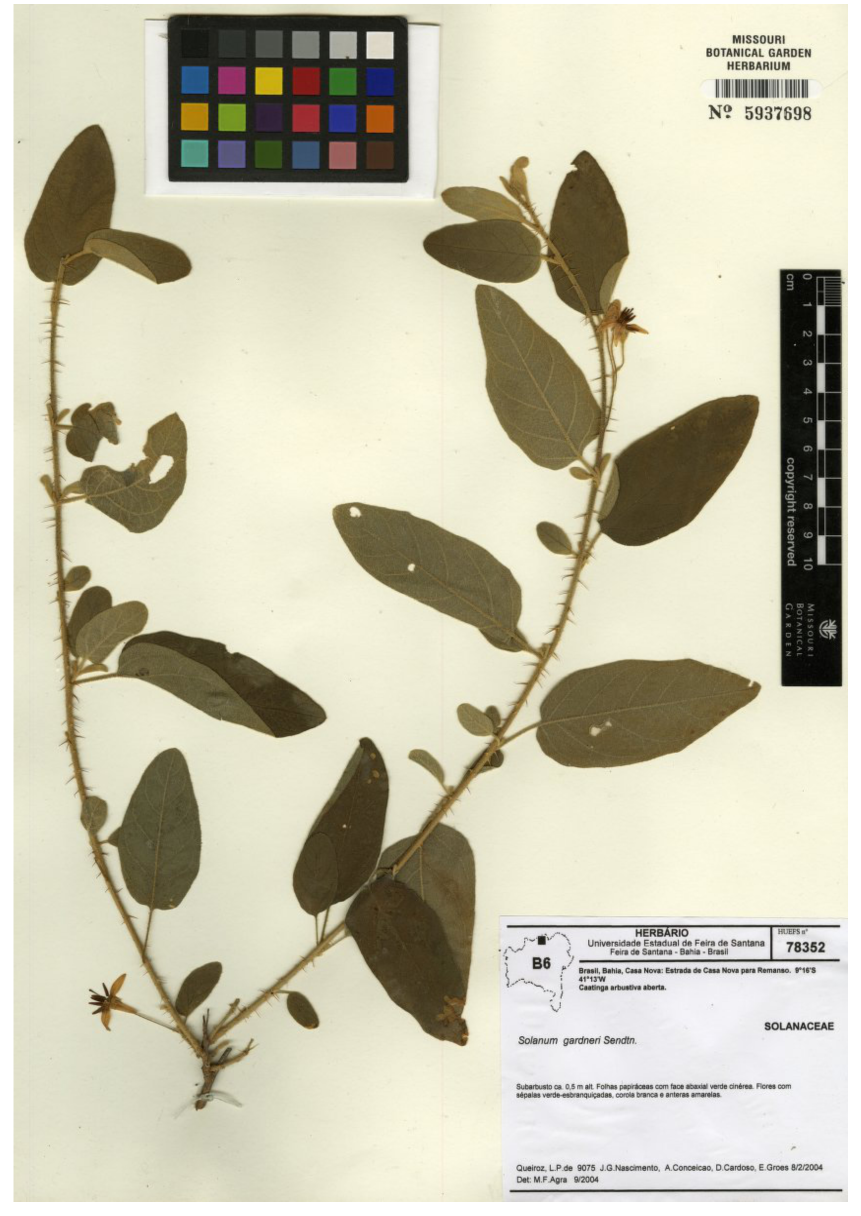


FIGURA 1. Características morfológicas de isotipo de *Solanum gardneri* Sendtn, depositado en el herbario de la Universidad Estadual de Feira de Santana, Brasil.

atenuadas en la base, con pocas espinas ubicadas en el nervio medio en ambas caras, peciolos pubescentes 1-1,5 cm de largo. Inflorescencias axilares, fasciculadas, con 2-4 flores por fascículo, pedicelos 1-3 cm de largo, cáliz 5-lobulado, lóbulos pubescentes, 2/3 partes del largo de la corola, ésta con 5 segmentos angosto-ovados glabros, blanca, 0,7-0,9 mm de largo. Estambres 5, incluidos en la corola, de color amarillo-azufrado, anteras adelgazándose hacia su extremo superior, con la superficie ventral pubescente. Ovario pulverulento, estilo filiforme excediendo apenas a la corola. Fruto esférico, en bayas de color rojo o anaranjado cuando maduro, sabor similar al tomate, apenas dulce no ácido, comestible.

FITOGEOGRAFÍA

Distribución Geográfica en Venezuela: Anzoátegui, Carabobo, Distrito Federal, Falcón. Guárico, Lara, Miranda, Monagas, Nueva Esparta y Sucre. Otros Países: México, Colombia, Brasil, Antillas Mayores y Menores.

Hábitat: Selva transicional a nublada, también selva de galería alrededor de quebrada y sabanas secundarias, asociada con vegetación graminiforme en sabanas húmedas y también con suelo franco-arcilloso y pedregoso, adaptada a climas áridos. Rango altitudinal 0-1200 msnm.

Nombres comunes: “Tomatico” o “tomatillo” (tóxica a los bovinos, S. Tillett 1302 (MYF).

Comportamiento en comunidades: Maleza en pastizales, en siembras de café y cacao, toxicidad al ganado.

ESPECÍMENES EXAMINADOS (CUADRO 1)

Solanum jamaicense Miller., Gard. Dict. ed 8, nº 17.1768. Tipo Jamaica, Houstoun s.n. BM. (FIGURA 2).

Solanum heterotrichum Dunal Hist. Nat. Solanum 192, t. 20. 1813. Type: Dunal 1813 fragm., MPU.

Solanum brevipilium Dunal Hist. Nat. Solanum 191, t. 21. 1813. Type: Riedlés.n. St. Thomas, MPU, P.

Solanum cuneifolium Dunal Hist. Nat. Solanum 193, t. 22. 1813. Type: Moricands.n.; no date; French Guiana G-DC.

Solanum brevipilosum Dunal Prodr. 13(1): 199. Leptotype: Salzman 384; Brasil G-DC. *Solanum portoricense* Dunal Prodr. 13(1): 374. 1852. Type: Porto Rico Reídle s.n. B-W.

Arbusto 2-4 metros de alto, erguido, recostadizo, a veces semi-trepador, tallos copiosamente armados con pelos estrellados, corto estipitados, con espinas retrocurvas de casi 5 mm de largo. Hojas triangulares, gruesas, sésiles o sub-sésiles o con peciolos alados, basalmente cuneadas, simples, enteras o lobadas, lobos triangulares, largamente atenuados en la base, pubescentes en ambas caras con tricomas estrellados, láminas 6-19 x 3,5 a 10 cm, con pocos aguijones. Inflorescencias sésiles, umbeliformes con flores pequeñas, pediceladas, pedicelos 0,7-1,2 cm de largo. Cáliz 2,5-4 mm largo, 5-lobado, segmentos oblongos pero contraídos en punta larga, estrellados, ciliados. Corola 8-11 mm de diámetro, blanca-amarillenta o cremosa, 5-lobulada, lóbulos profundos de 5-5,5 mm de largo, tomentosos por fuera y con pelos estrellados casi sésiles. Filamento 0,2-0,5 mm de largo, estambres en número de 5, anteras amarillas de 3-4,5 mm de largo. Estilo sobrepasando a las anteras por 1-2 mm de largo. Ovario glabro o pubescente. Fruto esférico en baya de color rojo, cuando verde es variegado con retículum de color verde oscuro, 7-10 mm de diámetros (CUADRO 1).

MISSOURI BOTANICAL GARDEN HERBARIUM
Nº 5907979

0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 cm copyright reserved MISSOURI BOTANICAL GARDEN

The New York Botanical Garden
Plants of Brazil, Rondonia
SOLANACEAE

Solanum jamaicense Mill.
Det. M. Nee, 1987

Mun. Porto Velho, along hwy. BR 364 at Corrego Raiz, 21 km. ENE of junction with hwy. BR 325, 22 km. (by air) E of Abuna.
9°43'S, 65°10'W; elevation: 140 m.

Weak shrub 1.5 m. tall, semi-scrambling. Roadside along hwy. BR 364 at Corrego Raiz. Corolla white; fruit orange. Rare in northern Rondonia.

Coll.: M. Nee 34931 March 18, 1987

Fieldwork Supported by The National Science Foundation and the Conselho Nacional de Desenvolvimento Cientifico e Tecnológico





FIGURA 2. Características morfológicas de isotipo de *Solanum jamaicense* Miller, depositado en el herbario del Jardín Botánico de Nueva York.

FITOGEOGRAFÍA

Distribución geográfica en Venezuela: Apure, Dto. Capital, Anzoátegui, Barinas, Bolívar, Carabobo, Cojedes, Delta Amacuro, Monagas, Nueva Esparta, Sucre y Zulia. Otros países: Sur de México, América Central, Antillas Mayores y Menores, Colombia, Trinidad, Perú, Ecuador, Guyana, Brasil y Bolivia y Venezuela.

Hábitat: En crecimiento secundario, en sabanas bajas inundables, suelos rocosos descubiertos. Elevación entre 0 – 900 m.

Nombres comunes: "Araña gato", "huevo de gato", "tuna", "bo-boro" (Warao).

Comportamiento en comunidades: Maleza en pastizales y en herbazales inundados.

CLAVE PARA LAS ESPECIES

Arbusto con pocas espinas, éstas retrocurvas. Hojas con base cuneada. Peciolo muy corto o casi nulo por la decurrencia de la hoja. Flores pediceladas, pedicelos 0,7-1,2 cm de largo. Bayas anaranjado-rojizas brillantes, cuando verdes con reticulum .... S. *jamaicense*

Arbusto con espinas abundantes, éstas de base ancha, rectas, gruesas y endurecidas. Peciolo 1-1,5 cm de largo. Flores pediceladas, pedicelos 1-3 cm de largo. Bayas rojas, opacas, reticulum ausente .... *S. gardneri*

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BENÍTEZ DE ROJAS, C. E. 2008. Solanaceae. In: Hokche, O., P.E. Berry& O. Huber (eds.). *Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela*. pp. 620-32. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser. Caracas, Venezuela.

D´ARCY, W. 1991. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogepgraphy. In J. G. Hawkes, R.N. Lester, M. Nee & N. Estrada-R. (eds.) *Solanaceae III: Taxonomy, Chemistry, Evolution*, pp. 75-137. Royal Botanic Gardens, Kew.

DUNAL, M. 1813. *Histoire Naturelle, Médicale et Économique des Solanum*. I-III, 191-93.

DUNAL, M. 1852. Solanaceae. In A.P. De Candolle (ed.), *Prodr.* 13(1):27-387.

HOYOS, J. 1985. *Flora de la Isla de Margarita, Venezuela*. Sociedad y Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Monografía Nº 34. 800 p.

LEVIN, R., N. MYERS, L. BOHS. 2006. Phylogenetic relationships among the "spiny Solanums" (*Solanum subgenus* Leptostemonum, Solanaceae). *American Journal of Botany* 93:157-69.

NEE, M. 1999. Synopsis of Solanum in the New World. In: Nee, M., D. Symon, R. Lester and J. Jessop (eds.): *Solanaceae IV. Advances in biology and utilization*, 285-333.Royal Botanic Gardens. Kew, England. 485 p.

PITTIER, H., LASSER,T., SCHNEE, L., LUCES, Z. y BADILLO, V. 1947. Solanaceae. In: *Catálogo Flora Venezolana*. pp. 347-82. Talleres de la Lit. y Tip. Vargas, S.A; 04 de Septiembre 1947.

WHALEN, M. 1984. Conspectus of species groups in Solanum, subgenerus Leptostemonum. *Gentes Herbarum* 12:179-282.

THE PLANT LIST (2013). URL: http://www.theplantlist.org/.

TRÓPICOS (2008). URL: http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast/htmt, http://www.tropicos. org/.



ISSN [e] 2244-8888

Pittieria
43
ENERO-DICIEMBRE 2019 *págs. 44-59*

ANATOMÍA DE LA MADERA Y SUS APLICACIONES TAXONÓMICAS EN VENEZUELA

WOOD ANATOMY AND ITS TAXONOMIC APPLICATIONS IN VENEZUELA

por

MANUEL MORA M.[1] y WILLIAMS J. LEÓN H.[2]

[1] Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Laboratorio de Dendrología. Mérida, Venezuela.
[2] Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Laboratorio de Anatomía de Maderas. Mérida, Venezuela. wleon@ula.ve

RECIBIDO: MAYO 14 DE 2019 / **ACEPTADO:** OCTUBRE 14 DE 2019

RESUMEN

El objetivo del presente trabajo es conocer las aplicaciones que tiene la anatomía de la madera en el área de la taxonomía y su utilidad dentro de este campo de investigación. Se presenta un recorrido histórico de los sistemas de clasificación y los aportes de los caracteres del xilema secundario en algunos de esos sistemas. Se hace un compendio histórico de los estudios y aplicaciones de la anatomía de maderas en Venezuela desde los trabajos de Williams (1939) y Corothie (1948) hasta el presente. Aún cuando en Venezuela los estudios de anatomía de maderas han abarcado campos de dendrocronología, ecoanatomía xilemática y tecnología de la madera, el presente artículo hace énfasis en su aplicación taxonómica, entre las cuales se incluye conservación o restauración de patrimonio cultural y protección de especies en veda.
PALABRAS CLAVE: Anatomía, claves de identificación, identificación, madera, taxonomía.

ABSTRACT

This paper deals about wood anatomy applications in plant taxonomy and its utility in this field of research. A historic review in classification systems is presented, including aspects about utilization of wood features in some classification systems. Also, a historic review of wood anatomy studies in Venezuela is presented, from the investigations of Williams (1939) and Corothie (1948) until today. Although wood anatomy investigations in Venezuela are oriented to differents fields like dendrochronology, wood ecoanatomy and relation with wood technology, in this paper we did emphasis in the relation between wood anatomy and plant taxonomy and its diverses applications, including conservation or restoration of cultural heritage and protection of forbidden forest species.
KEY WORDS: Anatomy, identification keys, identification, wood, taxonomy.

INTRODUCCIÓN

La madera es un material orgánico natural de origen vegetal y en las plantas cumple funciones de sostén, transporte y almacenamiento; pero para el ser humano cumple un sinfín de funciones que pueden ir desde la manufactura de una hoja de papel hasta la construcción de una vivienda. Cada especie maderable tiene características que muchas veces permiten diferenciarlas unas de otras. Estas características son importantes para su identificación, especialmente cuando no se dispone de muestras botánicas con hojas, flores o frutos. La labor de identificación de plantas leñosas en base a características del xilema es una de las principales aplicaciones de la anatomía de la madera y se puede hablar de una relación entre anatomía de maderas y taxonomía vegetal.

La taxonomía vegetal tiene su punto de partida cuando Aristóteles (348-322 a.C.) recopila información de especies de diferentes procedencias y realiza la primera clasificación botánica de la historia separando dos grandes grupos: plantas con flores y plantas sin flores. Por otra parte, en el campo de la anatomía vegetal, uno de los primeros registros es el presentado por Teofrasto (372-287 a.C.), en la obra *Historia Plantarum*, donde compara tejidos animales y vegetales distinguiendo en los vegetales "fibras, venas y carne" refiriéndose a fibras para representar los elementos de conducción, carne como sinónimo del tejido parenquimático y venas para los conductos resiníferos, tubos laticíferos y taniníferos. También incluye el primer esfuerzo sistemático de clasificar las plantas estudiando 480 especies las cuales dividió en árboles, arbustos, subarbustos y hierbas. Posteriormente, Dioscórides (40-90 d.C.), Caesalpinus (siglo XVI), Bauhin (1623), Tornefort (1700), Ray (1703), Linneo (1753), Adanson (1763-1764) y Endlicher (1836-1840) ofrecieron otros aportes con la descripción y clasificación de especies. Sin embargo, en estos pasos iniciales no tomaron en consideración aspectos relacionados con las características de la madera en el caso de plantas leñosas (García *et al*. 2003). A.P. de Candolle (1818) es el primero en introducir caracteres xilemáticos en sistemas de clasificación al utilizar la presencia o ausencia de vasos como criterio de clasificación. Engler y Prantl en su obra *Las familias naturales de la planta*, publicado entre 1889 y 1897, incluyen detalles anatómicos. Vesque y Van Tieghem, en Francia, también tomaron en consideración rasgos microscópicos en sus esfuerzos taxonómicos, aunque siguieron desconfiando de los caracteres anatómicos de la madera y prefirieron características anatómicas de la hoja como el tipo estomático y la vascularización del pecíolo y la nervadura central. Solereder hizo hincapié en la limitación, así como en la presunción del método anatómico, y señaló la necesidad de establecer caracteres anatómicos para cada especie, género y familia y distinguió dos categorías de caracteres: los filéticos, por un lado, y los fisiológicos y biológicos, por el otro. Los primeros son independientes de las condiciones ecológicas y fueron adquiridos con el paso del tiempo y tienen el mayor valor taxonómico (Baas 1982). Los fisiológicos y biológicos fueron adquiridos como adaptaciones al clima y el hábitat, a los requerimientos mecánicos y las demandas especiales impuestas por el hábito de crecimiento. El valor taxonómico de estos caracteres se limita principalmente al nivel de especie (García *et al.* 2003).

En el siglo XIX empieza a tener relevancia científica la identificación con madera y puede considerarse a Hartig y Sanio como los verdaderos precursores en el estudio del xilema de vegetales leñosos (García *et al*. 2002). Hartig, en

1859, agrupó numerosos géneros con base a las características de la madera y afirmó que la anatomía podría reemplazar los sistemas de clasificación basados en los caracteres tradicionalmente utilizados. Por su parte, Sanio en 1863, estudió cerca de 150 géneros y llegó a una conclusión más balanceada al indicar que los caracteres de la madera tienen un valor sistemático relativo, al igual que el resto de los caracteres morfológicos. Esta opinión tuvo como fundamento la observación de patrones de variación de algunas características en taxas relacionados tales como especies de un mismo género o géneros pertenecientes a una misma familia (Baas 1982). Los trabajos de Sanio fueron el punto de partida para la realización de estudios de variabilidad de la madera, tanto en sentido longitudinal como transversal, al establecer el patrón de variación de la longitud de traqueidas en tallo principal, ramas y raíces de Pinus sylvestris en 1872 (Wilson & White 1987).

En el siglo XX, con la aparición de la tecnología y la transformación industrial de la madera, se generan nuevos enfoques de investigación, desarrollándose la anatomía sistemática como una herramienta de identificación de especies. A medida que avanzan los estudios microscópicos se van creando claves de identificación, entre las cuales destacan la presentada por E.H.F. Swain (1927) donde incluye características anatómicas además de caracteres como color, olor, peso, dureza; se puede considerar como la primera clave que contiene descripciones cifradas. Bianchi (1931) establece el método de tarjetas perforadoras donde cada tarjeta contiene especies con características seleccionadas. Esta nueva metodología tiene gran aceptación y destaca el aporte de E.W.J. Phillipps (1941) quien utilizó tarjetas perforadas para claves de coníferas. Posteriormente, en 1946, presenta una nueva clave de tarjetas perforadas con un total de 36 características anatómicas macroscópicas y microscópicas. Entre las características utilizadas destacan el color, anillos de crecimiento, transición entre madera temprana y tardía, olor, sabor, características de traqueidas, parénquima, radios, canales resiníferos, densidad y dureza (García *et al.* 2002).

De igual manera, la relación entre anatomía de maderas y taxonomía vegetal ha tenido aplicaciones útiles en otros campos de la ciencia, uno de ellos es la llamada botánica forense o la cual implica a menudo la identificación de pequeños trozos de madera proveniente de distintas piezas como ventanas, puertas, marcos, armas ya que muchas de estas partículas pueden adherirse a la ropa o calzado que se relacionan con la escena de un crimen y por lo tanto desempeñan un papel importante en el trabajo policial. El primer caso legal que se conoce en el que la información botánica fue admitida como evidencia clave para la resolución de un crimen fue el secuestro y asesinato del hijo de Charles Lindbergh y Anne Morrow en 1935. La evidencia que finalmente permitió incriminar al principal sospechoso fue una escalera de madera dejada en la casa de la familia Lindbergh. Un experto en anatomía de maderas logró identificar cuatro especies de árboles usados en la construcción de la escalera y detectó una correspondencia exacta entre marcas presentes en la madera y marcas encontradas en tablones en posesión del sospechoso y se concluyó que los nudos y anillos de los tablones, el patrón de agujeros, clavos y las marcas de corte, concordaban con la madera y el equipo de carpintería encontrados en la vivienda del procesado (Nassar, s/f). Hoadley (1990) reporta algunos casos donde la anatomía de maderas ha sido herramienta clave en las respuestas a diferentes crímenes.



FIGURA 1. Xiloteca MERw.

También se ha utilizado en la arqueología ya que la madera y el carbón vegetal son materiales resistente a través del tiempo y se conservan por muchos años. Se puede afirmar que la madera encontrada en sitios de antigüedad puede dar referencias de los tipos de construcciones que realizaban, las especies que utilizaban y proporciona información bastante útil para aquellos que trabajan en una ciencia que ha recibido el nombre de Dendrocronología o arqueobotánica (Cutler 1978).

En general, la anatomía de maderas puede convertirse en una herramienta de gran utilidad en diferentes áreas de investigación y en la solución de problemas de índole cotidiano, suministrando valiosa información que puede ayudar a dar respuesta a incógnitas que surgen en diferentes áreas de la ciencia.

En el presente trabajo se darán a conocer algunas de las aplicaciones que tiene la anatomía de madera en diferentes campos de investigación donde la taxonomía juega un papel importante, haciendo especial énfasis en sus aplicaciones en Venezuela desde los inicios de los estudios de anatomía de maderas en el país hasta el presente.

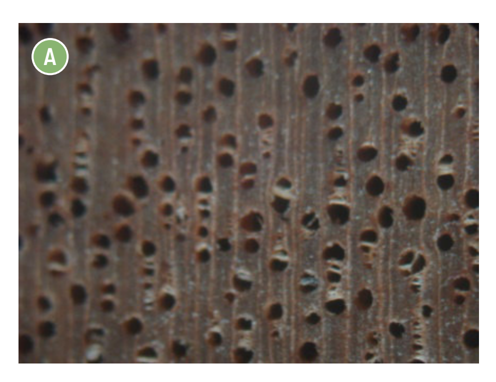
ANATOMÍA Y TAXONOMÍA

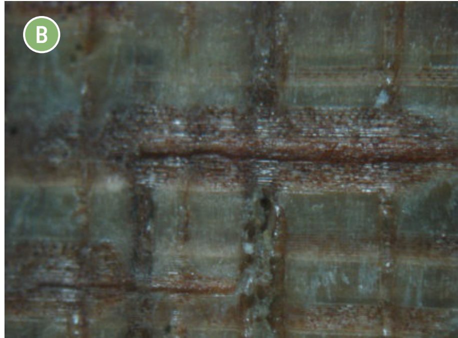
Dentro del campo de la taxonomía es donde la anatomía de la madera ha enfocado sus principales esfuerzos. Wheeler & Baas (1998) indican que la importancia de la anatomía de maderas, como herramienta taxonómica, ha prestado aportes valiosos en diversas necesidades como en la protección de especies o en las diferentes fases del procesamiento adecuado de la madera, especialmente el secado, donde se exige la correcta identificación ya que diferentes especies o grupos de especies requieren de protocolos particulares para su correcto secado.

El paso inicial para la aplicación de una relación anatomía xilemática-taxonomía es la correcta descripción de grupos taxonómicos y dicha descripción debe realizarse con el uso de normas estandarizadas que permitan la fácil comparación con otras descripciones hechas bajo el mismo criterio. En este sentido, existen referencias obligadas en el campo de la anatomía xilemática y taxonomía: Record & Hess (1943), Metcalfe & Chalk (1950), Greguss (1955), Kribs (1968), Nardi & Edlmann (1982), Mainieri & Peres (1989), Miller & Détienne (2000), García et al. (2002), entre otros.

NIVELES DE IDENTIFICACIÓN

Los estudios de anatomía de maderas varían en función del tipo de instrumento y observación que se utiliza en la misma: pueden realizarse observaciones a simple vista o con la ayuda de una lupa de mano (10-20X) (FIGURA 2) o con el uso de un microscopio óptico que permita tener mayores aumentos y una mayor capacidad de observación (FIGURA 3). En el primer caso se habla de nivel macroscópico mientras que el segundo corresponde al nivel de observación microscópico. Según León (2002), la identificación





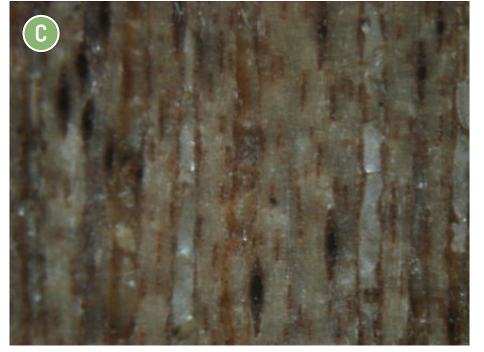
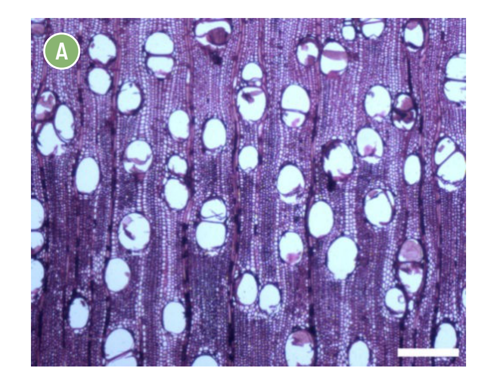
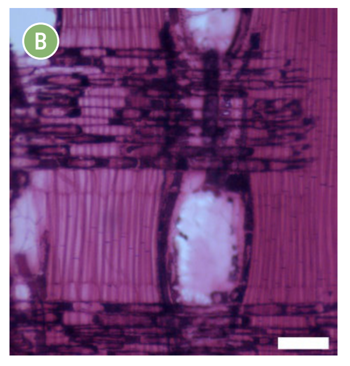


FIGURA 2. Nivel macroscópico de observación. Loxopterygium sagotii (A) Plano transversal. (B) Plano radial. (C) Plano tangencial..





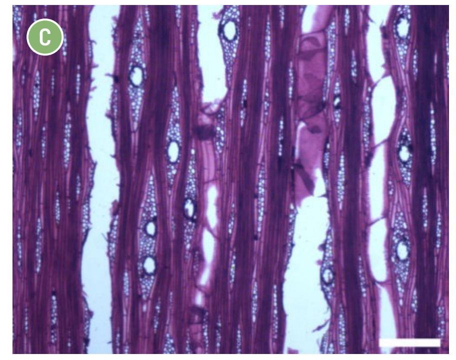


FIGURA 3. Nivel microscópico de observación. *Loxopterygium sagotii* (A) Plano transversal (Barra = 300 μm). (B) Plano radial (Barra = 100 μm). (C) Plano tangencial (Barra = 300 μm).

macroscópica aún cuando no garantiza la misma precisión que la realizada mediante observaciones microscópicas, presenta la ventaja de no requerir de herramientas o equipos muy sofisticados para su realización y, además, es de bajo costo. Sin embargo, comúnmente es necesario recurrir a estudios microscópicos para poder alcanzar mayor precisión en la identificación.

LA ANATOMÍA DE MADERAS EN LOS SIGLOS XX Y XXI

La necesidad de establecer una estandarización o normalización para las descripciones de maderas ha implicado grandes esfuerzos cuyo objetivo es la elaboración de listas o formatos de descripción que, luego de revisiones y modificaciones, se ha materializado con las listas de descripción vigentes en la actualidad para maderas de latifoliadas (IAWA Committee 1989) y coníferas (IAWA Committee 2004). La estandarización de las descripciones ha permitido que se puedan hacer comparaciones entre diferentes trabajos de investigación realizados en cualquier localidad geográfica y ha fomentado el incremento de investigaciones en el campo de la anatomía de maderas.

La diversificación en las aplicaciones de anatomía de maderas y las relaciones anatomía-taxonomía ha dejado aportes valiosos que no sólo se reflejan en la publicación continua de trabajos que permiten la identificación de especies sino que también ha servido de base para el incremento de investigaciones donde la anatomía xilemática se relaciona con aspectos ecológicos y el punto de partida en este campo

de investigación es la publicación de Baas (1973) donde estudia la influencia de cambios de latitud y altitud en diferentes especies del género Ilex. En el campo de la filogenia, Kribs (1935,1937) y Metcalfe & Chalk (1983) establecen pautas importantes para desarrollar esta línea de investigación. Hoadley (1990) presenta un resumen de los aportes que puede hacer la anatomía en relación con la tecnología de la madera (propiedades físico-mecánicas, procesamiento, utilización), dendrocronología, conservación de patrimonio cultural, protección de bosques y variabilidad de la madera, entre otros. La publicación de trabajos como *Anatomy of dycotiledons* (Metcalfe & Chalk 1950) representa un avance significativo al incluir descripciones anatómicas para las diferentes familias del reino vegetal. También destaca la obra *Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy* (Greguss 1955) la cual, según García *et al*. (2002, 2003), es considerada como la más completa a nivel de especies en el campo de la anatomía de maderas y donde se incluyen claves a nivel de familia, género y especies. Kribs (1968), en *Commercial foreign woods on the american market* también deja una obra que se convierte en referencia obligada en los estudios de anatomía de maderas. Por su parte, IAWA Committee se consolida como la principal guía para la realización de estudios anatómicos xilemáticos con obras como el *Multilingual glossary of terms used in wood anatomy* (1964) el cual incluye definiciones precisas en siete idiomas: inglés, francés, alemán, italiano, portugués, español y croata. El mayor aporte de IAWA Committee se consolida al fijar las pautas o normas para la descripción de maderas del grupo de latioliadas (IAWA Committee 1989) y coníferas (IAWA Committee 2004).

En la segunda mitad del siglo XX y lo que ha transcurrido del siglo XXI, la anatomía de maderas ha ampliado su campo de acción y de su principal aplicación con fines taxonómicos, ha pasado a desempeñar un papel importante en el campo de la ecología, fisiología, procesamiento- utilización de la madera, dendrocronología, paleontología, ciencias forenses o conservación de patrimonio cultural. Sin embargo, su aporte dentro del campo taxonómico continua vigente y muchas de las aplicaciones mencionadas tienen como fundamento la relación anatomía-taxonomía.

LA ANATOMÍA DE MADERAS EN VENEZUELA

Los trabajos pioneros de anatomía de maderas en Venezuela son los realizados por Williams (1939) y Corothie (1948) quienes presentan descripciones macroscópicas a nivel de especies (Williams 1939) y géneros (Corothie 1948). Este último incluye una clave para determinación genérica. Sin embargo, el desarrollo de esta disciplina en el país está relacionado directamente con la creación de la Escuela de Ingeniería Forestal de la Universidad de Los Andes (Mérida) y su laboratorio de anatomía de maderas y la xiloteca MERw (FIGURA 1), la cual comienza a funcionar como tal en el año 1959; aunque Pérez (1988) señala que su origen es casi paralelo a la fundación de la Escuela de Ingeniería Forestal de la Universidad de Los Andes, en 1948, pero es a partir de 1958 que la xiloteca MERw adquiere forma institucional bajo la dirección del Prof. Harry Corothie. En 1959 se inicia la incorporación de muestras y la primera en ingresar a la xiloteca corresponde a la especie *Miconia jahnii* Pittier (colectada en 1953 por Ebert Little) asignándosele el código X1. Hasta el año 2009, la colección había ascendido a más

de 20.000 muestras correspondientes a 6.061 individuos de 156 familias (León 2009). Para el 2019, las muestras en la xiloteca MERw corresponden a material de un total de 7.200 individuos (árboles, arbustos, líanas y algunas monocotiledóneas) Es importante indicar que como institución científica dedicada a la colección y estudio de la madera, aparece en el *Index Xylariorum* (Stern 1988) donde se indica como fecha de fundación el año 1952.

Adicionalmente, el nacimiento de publicaciones como la *Revista Forestal Venezolana* en 1958 y *Pittieria* en 1967, han jugado un papel importante en la difusión de los trabajos de investigación realizados en el campo de la anatomía de maderas en el país. Los trabajos pioneros en este aspecto son realizados por Seelkopf *et al*. (1958) en un estudio de especies nativas promisorias para la industria de pulpa y papel donde se incluyen descripciones completas de *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Cecropia riparia* Warh., *Cecropia* sp., *Solanum* sp., *Ochroma lagopus* Sw. y *Pourouma guianensis* Aubl. Por otra parte, Bascopé (1962) utiliza la metodología desarrollada por el *Forest Products Research Laborator*y (1936) para elaborar una clave de identificación macroscópica de maderas con tarjetas perforadas. León (2009) indica que el material que forma parte de la colección de la xiloteca MERw ha servido de base para la realización de investigaciones que se iniciaron en 1960-1961, con la publicación de los trabajos *Anatomía de la madera de seis géneros de las Anacardiaceas* (Corothie 1960), *Anatomía de la madera de dos géneros de Acanthaceas* (Corothie 1961a) y *Anatomía de la madera del género Achatocarpus* (Achatocarpaceae) (Corothie 1961b) en la entonces naciente *Revista Forestal Venezolana*. A partir de los trabajos pioneros de Corothie, investigadores como Juan José Mora, Alirio Pérez Mogollón, Narcisana Espinoza de Pernía, Helga Lindorf, Williams León H., José L. Melandri P., Jorge Parra, Osmary Araque, John Parra, Luis Gámez, Yorgana Yahure, Nathalia Barrios, Lysaida Rojas, Jacqueline Ortiz, entre otros, han continuado trabajando y el producto de dicho esfuerzo ha tenido como resultado más de 150 artículos científicos que se han publicado en revistas de comprobado prestigio como son la *Revista Forestal Venezolana, Pittieria, Acta Botánica Venezuelica, Boletín del Instituto Forestal Latinoamericano, Revista Ernstia, Acta Científica Venezolana, Revista Plántula, IAWA Journal, Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata, Colombia Forestal, Caldasia*. Estos artículos han abarcado diferentes campos de aplicación de la anatomía de la madera, desde su valor como herramienta taxonómica, con la elaboración de claves de identificación, hasta lo relacionado con ecoanatomía xilemática, conservación de patrimonio cultural, dendrocronología y la relación con propiedades físicas, mecánicas, procesamiento y utilización de maderas.

ANATOMÍA DE MADERAS Y TAXONOMÍA EN VENEZUELA

El desarrollo de la Anatomía de Maderas en Venezuela se ha centrado, principalmente, en las investigaciones realizadas en el laboratorio de Anatomía de Maderas de la Universidad de Los Andes. Tras los trabajos pioneros realizados por Williams (1939) y Corothie (1948), se inician una serie de investigaciones con aplicación taxonómica y uno de los primeros es el presentado por Bascopé (1962) quien elaboró una clave de identificación, basada en caracteres macroscópicos, para maderas de Latinoamérica. Posteriormente, Corothie (1967) desarrolla una clave para la identificación de 47

especies de la Guayana venezolana donde incluye descripciones completas, tanto macroscópicas como microscópicas, para cada especie y la clave se fundamenta en caracteres microscópicos. Pérez (1969, 1973) mantiene continuidad en esa línea de investigación desarrollando una clave para diferenciar 37 especies de la Guayana venezolana. Posteriormente, Pérez (1977) desarrolla una clave macroscópica basado en los criterios de Forest Products Research Laboratory. Con la realización del trabajo de clave para identificación macroscópica de maderas a nivel de familia, Pérez (1981) presenta una serie de tarjetas perforadas como herramienta de identificación, lo cual contrasta con los trabajos previos que, fundamentalmente, desarrollaron claves dicotómicas. Por otra parte, Espinoza de P. (1987) presenta un trabajo de gran relevancia para la diferenciación de especies de los géneros *Cedrela* y *Toona* (Meliaceae) en función de la estructura de la madera. A nivel de familias se han desarrollado diferentes trabajos en donde se utiliza la anatomía de maderas como herramienta de identificación, elaborando claves para Anacardiaceae (Omaña 1984; León 2003a), Annonaceae (León 2003b; 2007), Bignoniaceae (Araque *et al.*, 2007; León, 2007a; Yahure 2014), Bombacaceae (Angarita 1981), Burseraceae (Omaña 1984; León 2012), Combretaceae (Pérez 1986), Euphroniaceae (Espinoza de P. 1989), Lauraceae (León 2017), Lecythidaceae (León 2008), Malpighiaceae (León 2006), Malvaceae (Rojas & León 2019), Moraceae (León 2015), Polygonaceae (León 2009a), Rubiaceae (Leon 2011), Sapindaceae (León 2010) y Vochysiaceae (Guzmán 1979). También hay importantes aportes para subfamilias de la Euphorbiaceae como la Acalyphoideae (Chavarri & León 2005), Euphorbioideae (León & Chavarri 2006) y Phyllanthoideae (Chavarri & León 2006). En el caso de la Fabaceae, hay trabajos para las subfamilias Caesalpinoideae (Espinoza de P. & Melandri 2006), Mimosoideae (Espinoza de P. & Melandri 1999-2000; León 2008a) y Papilionoideae (Espinoza de P. & León 2002; 2003). A nivel genérico se han presentado claves para *Aniba* (Lauraceae) (León & Espinoza de P. 2000a), *Aspidosperma* (Apocynaceae) (León 2011a), *Beilschmiedia* (Lauraceae) (León & Espinoza de P. 2000b), *Brosimum* (Moraceae) (León 2005), *Ficus* (Moraceae) (Parra 2014), *Guatteria* (Annonaceae) (León 2003c), *Nectandra* (Lauraceae) (León & Espinoza de P. 2001), *Ocotea* (Lauraceae) (León 2000), *Piper* (Piperaceae) (Espinoza de P. & León 1995), *Pouteria* (Sapotaceae) (León 2009c), *Qualea* y *Ruizterania* (Vochysiaceae) (León 2003d), *Terminalia* (Combretaceae) (León 2007b), Trichilia (Meliaceae) (León 2012a), *Vitex* (Verbenaceae) (León 2011b), *Vochysia* (Vochysiaceae) (León 2005a). Tampoco se deben dejar de mencionar algunos trabajos a nivel de orden como Sapindales (León 2006a; 2013) y Laurales (Parra 2009).

Con respecto a localidades geográficas; además de las claves de identificación para maderas de la Guayana Venezolana (Corothie 1967; Pérez 1969, 1977), también se han elaborado claves dicotómicas para la zona de La Mucuy, estado Mérida (Pérez 1993) y las reservas forestales de Caparo (León y Espinoza de P. 1995; Parra & Gámez 2012; León 2012b) y Ticoporo (León 2015a). León (2014) también presentó un estudio descriptivo y su respectiva clave de identificación para 108 especies de Venezuela.

ALGUNAS APLICACIONES EN VENEZUELA DE LA RELACIÓN ANATOMÍA DE MADERAS Y TAXONOMÍA EN OTROS CAMPOS DE INVESTIGACIÓN

La relación entre anatomía de maderas y taxonomía vegetal ha tenido aplicaciones útiles en otros campos de la ciencia y se han generado diferentes aportes científicos en otras partes del mundo y en Venezuela. En este último caso, la identificación con maderas ha generado propuestas para la protección de especies en peligro de extinción. Desde este punto de vista, el estado venezolano ha formulado decretos que prohíben el aprovechamiento de algunas especies forestales por considerar que se encuentran en estado crítico de conservación. Sin embargo, a pesar de ser especies protegidas, se siguen extrayendo de los bosques bajo otro nombre para así tratar de pasar por encima del decreto de veda. León (2009b) presentó un trabajo para la identificación de especies decretadas bajo figura de protección (*Anacardium excelsum* (Bert. & Balb. ex Kunth) Skeels, *Cedrela odorata* L., *Cordia thaisiana* Agostini, *Handroanthus chrysanthus* (Jacq.) S. O. Grose, *Pachira quinata* (Jacq.) W. S. Alverson, *Swietenia macrophylla* King), en base a características macroscópicas y microscópicas de la madera, de manera que se pueda tener una herramienta de fácil aplicación para el control de especies protegidas que se encuentran en áreas susceptibles al aprovechamiento.

La anatomía-taxonomía también ha contribuido en actividades relacionadas con la conservación del patrimonio cultural del país. León & García (2015) mencionan la importancia que tiene la anatomía de maderas en este campo. León (2004, 2008b) identificó la madera de figuras religiosas del siglo XIX que estaban siendo sometidas a procesos de restauración y donde se requería conocer el tipo de madera que se utilizó en su creación para así hacer los correctivos necesarios utilizando material similar al de la pieza original. También existen aportes (León 2015c) sobre la identificación de muestras de maderas utilizadas para piezas que forman parte del Museo Arquidiocesano de Mérida. En el mercadeo o comercialización de maderas se tienen experiencias en el laboratorio de anatomía de maderas de la Universidad de Los Andes donde continuamente se solicitan los servicios de identificación. En el campo del aprovechamiento forestal, la relación anatomía-taxonomía también puede proporcionar valiosos aportes: por una parte, las faenas de extracción de madera son reguladas por el estado otorgando autorizaciones para explotar determinado volumen de algunas especies. Cuando la madera es llevada a los patios de almacenamiento, la única forma de constatar que se ha extraído sólo madera autorizada y en los volúmenes permisados es a través de la identificación basada en características de la madera. La movilización de productos forestales también requiere de la relación anatomía-taxonomía: cada carga de madera debe ir acompañada de una guía de circulación y en la misma va asentada la información correspondientes a la especie y el volumen movilizado y la única manera de constatar en los puntos de control que lo que se lleva en la carga corresponde a lo asentado en la guía es mediante la identificación de la madera.

CONCLUSIONES

La relación de anatomía de maderas con fines taxonómicos aporta gran información para diferentes campos de la ciencia, especialmente en el campo forestal y ambiental.

Desde el punto de vista de aprovechamiento forestal, la identificación de madera puede garantizar un mayor control en el cumplimiento de los planes de aprovechamiento al servir como herramienta que garantiza que lo explotado coincide con lo autorizado. Igualmente, en la movilización de productos forestales (transporte mayor), la anatomía de maderas ofrece la posibilidad de corroborar, en los puntos de control, que la madera transportada en los vehículos correspondiente coincide con lo indicado en la respectiva guía de circulación.

De igual forma el lograr la protección de especies en peligro de extinción también cuenta con la anatomía de maderas como una herramienta auxiliar para corroborar que no se esté extrayendo árboles de especies decretadas como protegidas, ya que aún cuando el estado formula decretos que prohíben el aprovechamiento, en algunos casos se siguen extrayendo de los bosques bajo otro nombre pasando por encima de las leyes que regulan su aprovechamiento.

La anatomía-taxonomía también podría ayudar a resolver un caso de investigación criminal (botánica forense), con la identificación de piezas de madera que han sido utilizadas para cometer delitos pudiendo desempeñar un papel importante en trabajos policiales y de investigación criminal.

AGRADECIMIENTOS

A los profesores Harry Corothie†, Narcisana Espinoza de Pernía y Alirio Pérez Mogollón por haber sido los pilares fundamentales en el estudio de anatomía de maderas en Venezuela y la base para que dichos estudios mantengan continuidad a través de las generaciones de relevo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

ANGARITA, N. 1981. *Estudio anatómico de algunas especies de la familia Bombacaceae*. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Escuela de Ingeniería Forestal. Mérida, Venezuela. 46 p. (Trabajo de ascenso).

ARAQUE, O., W. LEÓN H. & C. HERNÁNDEZ P. 2007. Anatomía xilemática de lianas de la familia Bignoniaceae en la Reserva Forestal Caparo (Barinas, Venezuela). *Acta Botánica Venezuelica* 30: 191-215.

BAAS, P. 1973. The wood anatomy of Ilex (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. *Blumea* 21: 193-258.

BAAS, P. 1982. Systematic, Phylogenetic and Ecological Wood Anatomy: History and Perspectives. In *New Perspectives in Wood Anatomy*. Ed. P. Baas. Martinus Nijhoff Publishers. The Hague, Netherlands.

BASCOPÉ, F. 1962. Clave de identificación macroscópica de algunas maderas dicotiledóneas de Latinoamérica. *Boletín del Instituto Forestal Latinoamericano de Investigación y Capacitación* 9: 16-103.

COROTHIE, H. 1948. *Maderas de Venezuela*. Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas, Venezuela.

COROTHIE, H. 1960. Anatomía de la Madera de seis géneros de las Anacardiaceas. *Revista Forestal Venezolana* 3-4: 9-31.

COROTHIE, H. 1961a. Anatomía de la Madera de dos géneros de las Acanthaceas. *Revista Forestal Venezolana* 5: 7-15.

COROTHIE, H. 1961b. Anatomía de la Madera del género Achatocarpus (Achatocarpaceae). *Revista Forestal Venezolana* 5: 17-19.

COROTHIE, H. 1967. *Estructura anatómica de 47 maderas de la Guayana venezolana y clave para su identificación*. Universidad de Los Andes. Laboratorio Nacional de Productos Forestales. Mérida, Venezuela. 125 p.

CHAVARRI, B. & W. LEÓN H. 2006. Anatomía Xilemática de Ocho Especies de la Subfamilia Phyllanthoideae (Euphorbiaceae) En Venezuela. *Revista Plántula* 4: 39-48.

CHAVARRI, B. & W. LEÓN H. 2005. Estudio Anatómico del Xilema Secundario en Siete Especies de la Subfamilia Acalyphoideae (Euphorbiaceae) en Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 28: 233-256.

CUTLER, D. 1978. *Applied plant anatomy*. Londres: Longman. group, Limited.

ESPINOZA DE P., N. 1987. Estudio Xilológico de Algunas Especies de Cedrela y Toona. *Pittieria* 14: 5-32.

ESPINOZA DE P., N. 1989. Estudio Xilológico del género Euphronia. *Pittieria* 18: 57-61.

ESPINOZA DE P., N. & W. LEÓN H. 1995. Estudio anatómico del leño de seis especies del género Piper L. *Pittieria* 23: 5-24.

ESPINOZA DE P., N. & W. LEÓN H. 2002. Estudio Anatómico del Leño de 56 Especies de la Subfamilia Papilionoideae. *Revista Forestal Venezolana* 46: 59-71.

ESPINOZA DE P., N. & W. LEÓN H. 2003. *Estudio Anatómico de 56 Especies de la Subfamilia Papilionoideae (Leguminosae) de Venezuela*. Universidad de Los Andes. Consejo de Publicaciones y Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico. Mérida, Venezuela.

ESPINOZA DE P., N. & J. MELANDRI P. 1999-2000. Estudio anatómico del leño de cinco especies comerciales de la subfamilia Mimosoideae en Venezuela. *Pittieria* 29-30: 75-88

ESPINOZA DE P., N. & J. MELANDRI P. 2006. *Anatomía de la madera de 68 especies de la Subfamilia Caesalpinoideae (Leguminosae) de Venezuela*. Universidad de Los Andes. Consejo de Publicaciones y Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico. Mérida, Venezuela. 191 p.

GARCÍA, L., DE PALACIOS, P., GUINDEO, A., GARCÍA, L., LÁZARO, I., GONZÁLEZ, L., RODRÍGUEZ, Y., GARCÍA, F., BOBADILLA, I. & CAMACHO, A. 2002. *Anatomía e identificación de maderas de coníferas a nivel de especie*. Fundación Conde del Valle de Salazar-Ediciones Mundi Prensa. Madrid, España. 421 p.

GARCÍA, L., A. GUINDEO, C. PERAZA & P. DE PALACIOS. 2003. *La madera y su anatomía*. Fundación Conde del Valle de Salazar-Ediciones Mundi Prensa. Madrid, España. 327 p.

GREGUSS, P. 1955. *Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy*. Akademiai Kiadó. Budapest. 935 p.

GUZMÁN, Y. 1979. Variación de algunas propiedades físicas, mecánicas y características anatómicas de Pinus caribaea Morelet, proveniente de las plantaciones de Uverito, estado Monagas. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Centro de Estudios Forestales de Postgrado. Mérida, Venezuela.197 p. (Tesis de grado).

HOADLEY, B. 1990. *Identifying wood: Accurate results with simple tools*. The Taunton Press. Newtown, Connecticut.

IAWA COMMITTEE. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull.* 10: 220-332.

IAWA Committee. 2004. IAWA list of microscopic features for softwood identification. *IAWA J.* 25: 1-70.

KRIBS, D. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. *Bot. Gaz.* 96: 547-557.

KRIBS, D. 1937. Salient lines of structural specialization in the wood parenchyma of dicotyledons. *Bull. Torrey Bot. Club* 64: 177-186.

KRIBS, D. 1968. *Commercial foreign woods on the american market*. Dover Publications Inc.

LEÓN H., W. 2000. Anatomía del Leño de 17 Especies del Género Ocotea Aublet. *Pittieria* 29/30: 53-65.

LEÓN H., W. 2002. *Anatomía e Identificación Macroscópica de Maderas*. Universidad de Los Andes. Consejo de Publicaciones y Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico. Mérida, Venezuela.

LEÓN H., W. 2003a. Estudio Anatómico del Xilema Secundario de 17 Especies de la Familia Anacardiaceae en Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 26: 1-30.

LEÓN H., W. 2003b. Estudio Anatómico del Xilema Caulinar de 7 Especies de la Familia Annonaceae. *Pittieria* 32: 27-36.

LEÓN H., W. 2003c. Anatomía de la Madera de 12 Especies del Género Guatteria Ruíz & Pav. (Annonaceae, Magnoliales). *Revista Forestal Venezolana* 47: 31-41.

LEÓN H., W. 2003d. Anatomía xilemática comparativa de los géneros Qualea y Ruizterania (Vochysiaceae). *Pittieria* 32: 69-81.

LEÓN H., W. 2004. Estudio anatómico de las maderas de una talla policromada. In *Una Inmaculada criolla*. J. L. Delmont (ed.). Fundación Mercantil. Caracas, Venezuela. 36-41.

LEÓN H., W. 2006. Anatomía de la madera de 17 especies de la familia Malpighiaceae Juss. *Acta Científica Venezolana* 57: 49-58.

LEÓN H., W. 2006a. Anatomía de la madera de 13 especies del Orden Sapindales que crecen en el estado Mérida. *Acta Botánica Venezuelica* 29: 269-296.

LEÓN H., W. 2004a. Anatomía de la madera de ocho especies útiles en carpintería y ebanistería. *Revista Forestal Venezolana* 48: 51-61.

LEÓN H., W. 2005. Estudio anatómico de la madera de cinco especies del género Brosimum Sw. (Moraceae) que crecen en Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 49: 163-173.

LEÓN H., W. 2005a. Estudio anatómico de la madera de 21 especies del género Vochysia Poir. (Vochysiaceae). *Acta Botánica Venezuelica* 28: 213-232.

LEÓN H., W. 2007. Anatomía xilemática de 26 especies de la familia Annonaceae en Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 51: 165-177.

LEÓN H., W. 2007a. Anatomía del xilema secundario de diez especies de la familia Bignoniaceae de Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 30: 361-384.

LEÓN H., W. 2007b. Anatomía de la madera de siete especies del género Terminalia en Venezuela. *Ernstia* 17: 35-53.

LEÓN H., W. 2008. Estudio anatómico de la madera en 17 especies de la familia Lecythidaceae en Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 52: 213-225.

LEÓN H., W. 2008a. Anatomía de madera en 31 especies de la subfamilia Mimosoideae (Leguminosae) en Venezuela. *Colombia Forestal* 11: 113-135.

LEÓN H., W. 2008b. *Análisis realizados a la "Inmaculada", escultura de madera policromada del siglo XIX, procedente de Venezuela*. II Ciclo de Conferencias sobre Conservación preventiva: Diagnóstico y tratamiento preventivo. Museo de Arte Colonial. Mérida, Venezuela.

LEÓN H., W. 2009. 50 Años de la xiloteca MERw, patrimonio científico de Venezuela (1959-2009). *Pittieria* 33: 111-120.

LEÓN H., W. 2009a. Anatomía de la madera e identificación de 11 especies de Polygonaceae en Venezuela. *Pittieria* 33: 3-28.

LEÓN H., W. 2009b. Anatomía de la madera y clave de identificación para especies forestales vedadas en Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 53: 51-62.

LEÓN H., W. 2009c. Anatomía del xilema secundario de 14 especies del género Pouteria Aubl. (Sapotaceae) en Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 32: 433-452.

LEÓN H. W. 2010. Anatomía de la madera de 18 especies de Sapindaceae en Venezuela. *Ernstia* 20: 107-139.

LEÓN H., W. 2011. Anatomía de la madera de 31 especies de la familia Rubiaceae en Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 34: 347-379.

LEÓN H., W. 2011a. Anatomía de la madera de 26 especies del género Aspidosperma Mart. (Apocynaceae). *Acta Botánica Venezuelica* 34: 127-151.

LEÓN H., W. 2011b. Estudio anatómico de la madera de cinco especies del género Vitex L. (Lamiaceae) en Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 55: 121-129.

LEÓN H., W. 2012. Anatomía de la madera de once especies de la familia Burseraceae en Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 56: 9-20.

LEÓN H., W. 2012a. Anatomía de 12 especies de Trichilia L. (Meliaceae) que crecen en Venezuela. *Ernstia* 22: 23-36.

LEÓN H., W. 2012b. Anatomía de la madera de 69 especies de la Reserva Forestal Caparo (Barinas, Venezuela). *Revista Forestal Venezolana* 56: 167-195.

LEÓN H., W. 2014. *Anatomía de maderas de 108 especies de Venezuela*. Pittieria. Serie Publicaciones Especiales. PE1. Mérida, Venezuela. 263 p.

LEÓN H., W. 2013. Anatomía de la madera de 27 especies de 27 especies de Sapindales en el estado Barinas (Venezuela). Aspectos Taxonómicos. *Revista Forestal Venezolana* 57: 9-27.

LEÓN H., W. 2015. Anatomía de la madera de 25 especies de la familia Moraceae en Venezuela. *Ernstia* 25: 97-134

LEÓN H., W. 2015a. Anatomía de la madera de 87 especies de la Reserva Forestal Ticoporo (Barinas, Venezuela). *Pittieria* 39: 107-169.

LEÓN H., W. 2015b. Anatomía de la madera de 87 especies de la Reserva Forestal Ticoporo (Barinas, Venezuela). *Pittieria* 39: 107-169.

LEÓN H., W. 2015c. Identificación de maderas utilizadas en figuras religiosas de la colección del Museo Arquidiocesano de Mérida (Venezuela). (Sin publicar)

LEÓN H., W. 2017. Anatomía de la madera de 35 especies de Lauraceae Juss. de Venezuela. *Pittieria* 41: 70-101.

LEÓN H., W. & B. CHAVARRI. 2006. Anatomía Xilemática del Tallo de Ocho Especies de la Subfamilia Euphorbioideae (Euphorbiaceae). *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 106: 1-12.

LEÓN H., W. & N. ESPINOZA DE P. 1995. *Descripción Macroscópica y Clave de Identificación de 73 Especies de la Unidad Experimental de la Reserva Forestal de Caparo (Edo. Barinas)*. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. COMODATO ULA_MARNR. Cuaderno de COMODATO Nº 24. Mérida, Venezuela.

LEÓN H., W. & N. ESPINOZA DE P. 2000a. Estudio Anatómico del Leño de Ocho Especies del Género Aniba Aublet (Lauraceae). *Revista Forestal Venezolana* 44: 33-46.

LEÓN H., W. & N. ESPINOZA DE P. 2000b. Estudio Anatómico del Leño de Siete Especies del Género Beilschmiedia Nees (Lauraceae). *Revista Forestal Venezolana* 44: 47-56.

LEÓN H., W. & N. ESPINOZA DE P. 2001. Estudio Anatómico del Leño de 18 Especies del Género Nectandra Rol. ex Rottb. (Lauraceae). *Revista Forestal Venezolana* 45: 33-44.

LEÓN H., W. & L. GARCÍA. 2015. Aplicación de la anatomía de maderas en conservación y restauración de patrimonio cultural. *Revista Forestal Venezolana* 59: 35-45.

MANIERI, C. & J. PERES. 1989. *Fichas de Características das Madeiras Brasileiras*. Instituto de Pesquisas Tecnológicas. Divisáo de Madeiras. Sao Paulo.

METCALFE, C. & L. CHALK. 1950. *Anatomy of Dicotyledons*. Clarendon Press. Oxford.

METCALFE, C. & L. CHALK. 1983. *Anatomy of the Dicotyledons. Vol. II: Wood Structure and Conclusion of the General Introduction*. Clarendon Press. 2nd Edition. Oxford.

MILLER, R. & P. DÉTIENNE. 2001. *Major timbers of Guyana. Wood anatomy*. Tropenbos International. Wageningen. 218 p.

NARDI, R. & M. EDLMANN. 1992. *Legnami tropicali importante in Italia: Anatomia e identificazione*. Volume II: America Latina. Instituto di Assestamento e Tecnologia Forestale. Universitá di Firenze. Firenze. 406 p.

NASSAR, J. M. (s.f.). LA BOTÁNICA COMO HERRAMIENTA DE LA INVESTIGACIÓN CRIMINAL. Obtenido de http://servicio.bc.uc.edu.ve/derecho/revista/relcrim12/12-12.pdf

OMAÑA, S. 1984. *Anatomía de algunas maderas de las Anacardiaceae y Burseraceae*. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Escuela de Ingeniería Forestal. Mérida, Venezuela. 55 p. (Trabajo de grado).

PARRA M., J. 2009. Anatomía del leño e identificación de siete especies de Laurales en San Eusebio (Mérida, Venezuela). *Pittieria* 33: 63-81.

PARRA V., J. 2014. Anatomía del xilema secundario en seis especies de Ficus L. (Moraceae) en la ciudad de Mérida, Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 37: 165-176.

PARRA V., J. & L. GÁMEZ. 2012. Determinación de especies arbóreas a través de caracteres vegetativos en la Estación Experimental Caparo, estado Barinas, Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 56: 135-145.

PÉREZ M., A. 1969. *Estructura anatómica de 37 maderas de la Guayana venezolana y clave para su identificación*. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Escuela de Ingeniería Forestal. Mérida, Venezuela. 122 p. (Trabajo de ascenso).

PÉREZ M., A. 1973. Estructura anatómica de 37 maderas de la Guayana venezolana y clave para su identificación. *Acta Botánica Venezuelica* 8: 9-109.

PEREZ M., A. 1977. *Identificación macroscópica de algunas maderas de la Guayana venezolana*. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Escuela de Ingeniería Forestal. Mérida, Venezuela. 56 p. (Trabajo de ascenso).

PÉREZ M., A.1981. *Clave para la identificación macroscópica de maderas a nivel de familias*. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Escuela de Ingeniería Forestal. Mérida, Venezuela.

PÉREZ M., A.1988. *Identificación anatómica de maderas de Latinoamérica*. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Escuela de Ingeniería Forestal. Mérida, Venezuela. 14 p. (Mimeografiado).

PÉREZ M., A. 1993. Anatomía e identificación de 40 maderas del bosque La Mucuy, estado Mérida. *Pittieria* 20: 5-78.

PÉREZ, D. 1986. *Estudio preliminar de Combretaceae en Venezuela: Taxonomía y anatomía del leño*. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Escuela de Ingeniería Forestal. Mérida, Venezuela. 82 p. (Tesis de grado).

RECORD, S. & R. HESS. 1943. *Timbers of the new world*. Yale University Press.

ROJAS, L. & W. LEÓN H. 2019. Anatomía de la madera de 25 especies de Malvaceae en Venezuela. *Pittieria* (En evaluación).

SEELKOPF, C., F. BASCOPÉ, L. RIVERA & L. RUÍZ T. 1958. Investigación acerca de la posibilidad de obtener pulpa y papel a partir de algunas plantas venezolanas. *Revista Forestal Venezolana* 1: 37-144.

STERN, W. 1988. Index xylariorum. Institutional wood collections of the world 3. *IAWA Bull. n.s.* 9: 203-252.

UZCÁTEGUI, M., S. VALERO & W. LEÓN H. 2019. Densidad seca al aire y características cuantitativas de elementos xilemáticos de conducción en 10 especies de Malvaceae en Venezuela. *Maderas: Ciencia y Tecnología* (En evaluación).

WHEELER, E. & P. BAAS. 1998. Wood Identification. A Review. *IAWA Journal* 19: 241-264.

WILLIAMS, L. 1939. Maderas económicas de Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría. *Boletín Técnico* 2: 1-97.

WILSON, K. & D. WHITE. 1986. *The Anatomy of Wood: its Diversity and Variability*. Stobart & Son LTD. London.

YAHURE, Y. 2014. Identificación de Bignoniaceae de la ciudad de Mérida (Venezuela) a través de la anatomía de la madera. *Pittieria* 38: 121-134.

ISSN [e] 2244-8888
Pittieria
43
ENERO-DICIEMBRE 2019 *págs. 60-79*

AVANCES EN LA PRODUCCIÓN DE PROTEÍNAS RECOMBINANTES A TRAVÉS DEL SISTEMA BASADO EN VECTORES VIRALES DE PLANTAS

ADVANCES IN THE RECOMBINANT PROTEIN PRODUCTION THROUGH PLANT VIRAL VECTOR-BASED SYSTEM

por

ARNALDO M. NOGUERA A.

Laboratorio de Cultivo de Tejidos Vegetales in vitro, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales,
Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.
a.noguera@ula.ve

RECIBIDO: JUNIO 15 DE 2019 / **ACEPTADO:** NOVIEMBRE 20 DE 2019

RESUMEN

La expresión de proteínas heterólogas a través del uso de vectores de virus de plantas representa una estrategia novedosa, rápida, inocua y de bajo costo. No obstante, la mejora permanente de estos sistemas de producción de péptidos recombinantes exige una actualización constante en relación a los diferentes aspectos que determinan el uso de este tipo de productos biológicos. Por ejemplo, propiedades físico-químicas tales como estabilidad térmica, solubilidad, equilibrio ácido, hidrofobicidad, farmacocinética, tasa de eliminación sistémica, plegamiento; otras características como antigenicidad, afinidad por sus ligandos cognados, digestión enzimática y modificaciones post-traduccionales, son algunas de las cualidades que se deben considerar para expresar correctamente una proteína biológicamente funcional. De estas propiedades, la glicosilación, un tipo de modificación post-traduccional común en todas las células eucarióticas, ha tenido especial interés debido a las diferencias en los patrones de glicosilación observados entre plantas y animales. Por esta razón, se presenta una breve revisión con la cual se busca abordar no sólo los logros que la glicobiología ha permitido obtener en el campo de la producción de péptidos heterólogos, sino también de los trabajos más relevantes alcanzados a través de la tecnología de las VLPs.

PALABRAS CLAVE: Agricultura molecular, expresión transitoria, glicobiología, proteínas heterólogas,

ABSTRACT

The expression of heterologous proteins through plant virus vectors-use represents a novel, fast, innocuous and low cost strategy. However, the permanent improvement of these recombinant peptide production systems demands a constant update in relation to the different aspects that determine the use of this type of biological products, for example, physicochemical properties such as thermal stability, solubility, acid equilibrium, hydrophobicity, pharmacokinetics, systemic elimination rate, folding; other characteristics such as antigenicity, affinity for its related ligands, enzymatic digestion and post-translational modifications, are some of the qualities that must be considered to correctly express a biologically functional protein. Of these properties, glycosylation, a type of post-translational modification common in all eukaryotic cells, has been of special interest due to differences in glycosylation patterns observed between plants and animals. For this reason, a brief review is presented which seeks to address not only the achievements that glycobiology has allowed to obtain in the area of heterologous peptide production, but also from the most relevant works achieved through VLPs technology.

KEY WORDS: Molecular farming, transient expression, glycobiology, heterologous proteins.

INTRODUCCIÓN

La agricultura molecular de plantas a través de la implementación de las nuevas tecnologías de la biología molecular, ha dado pasos agigantados durante los últimos años que han hecho posible el desarrollo de compuestos biológicos importantes con aplicaciones médicas. Biofármacos tales como anticuerpos, sustitutos de productos sanguíneos, vacunas, hormonas, citokinas y una gran variedad de otros agentes terapéuticos se han expresado a través de múltiples sistemas biológicos especialmente diseñados para producir esta clase de moléculas fisiológicamente activas.

Por otra parte, estos sistemas de expresión heteróloga en plantas están siendo empleados para solventar muchos de los problemas relacionados con otros sistemas convencionales de expresión de proteínas; como por ejemplo, la ausencia de la maquinaria involucrada con la modificación pos-traduccional en bacterias, lo que dificulta la producción de proteínas multiméricas complejas en este tipo de sistema (Marusic *et al.* 2007), la glicosilación incorrecta que se observa cuando se emplean células de levaduras que con frecuencia originan proteínas hipo o hiperglicosiladas y repercuten sobre su funcionamiento, la demanda de complejas plataformas de expresión necesarias para realizar el cultivo de células de insectos y mamíferos o el uso de animales transgénicos (Verch *et al.* 1998), aunado al hecho de que estas instalaciones requieren de un alto nivel de bioseguridad para evitar posibles focos de infección por proteínas contaminadas con toxinas, priones o virus que afectan animales (Ma *et al.* 2003).

En este sentido, el constante crecimiento de las nuevas estrategias de expresión de péptidos heterólogos en plantas, ha incrementado el interés de la empresa farmacéutica privada por las diferentes plataformas de producción de proteínas recombinantes en dichos sistemas. Dentro de estas plataformas la que más auge tiene actualmente a nivel mundial es la que se apoya en los vectores de virus de plantas, y en una adaptación de ésta denominada tecnología de las VLPs o *Virus-Like Particles* por sus siglas en inglés.

Algunas ventajas que ofrecen estos últimos sistemas incluyen, alto rendimiento de proteínas libres o no fusionadas al virión quimérico, integración estable de la secuencia foránea dentro del genoma del virus pero no dentro del genoma vegetal (por lo que limita su heredabilidad), amplificación del gen foráneo por la replicasa viral, capacidad de replicación de los virus en un amplio rango de especies vegetales, máximo rendimiento alcanzado entre uno a tres meses una vez que la planta es inoculada con el virus quimérico, bajo costo de producción, y gran aceptación como método de expresión transitoria sobre cualquier otro sistema que emplea plantas "*in vivo*" como medio de producción.

Un aspecto importante de considerar, cuando se emplean estos sistemas de expresión heteróloga, es la complejidad de las modificaciones post-traduccionales propias de las células eucariotas, tales como la *N*-glicosilación, la *O*-glicosilación, el establecimiento de puentes disulfuros y el control del plegamiento proteico, características que son de necesario cumplimiento para reproducir la estructura nativa de las glicoproteínas. En este sentido, se presenta la siguiente revisión bibliográfica con la cual se busca recabar la información más relevante, disponible y accesible, relacionada con el uso actual de los vectores de virus de plantas como herramientas biotecnológicas para la producción de proteínas recombinantes.

ESTADO ACTUAL DE LA PRODUCCIÓN DE PÉPTIDOS RECOMBINANTES BASADA EN VECTORES DE EXPRESIÓN VIRAL

Los vectores de expresión viral de plantas son herramientas biotecnológicas que permiten realizar estudios de caracterización funcional de genes de interés, debido a su capacidad para producir proteínas recombinantes a gran escala y de manera rápida (Kagale *et al.* 2012). Actualmente este tipo de vectores basados en genomas virales goza de gran auge en laboratorios de investigación, empresas farmacéuticas y laboratorios de biotecnología comercial, por la forma en cómo han permitido soslayar muchas de las dificultades que acompañan al resto de los sistemas de expresión de péptidos heterólogos. Por ejemplo, la ausencia de la maquinaria de modificación post-traduccional en los sistemas procarióticos que limitan la producción de proteínas multiméricas complejas (Marusic *et al.* 2007), la hiperglicosilación de péptidos en células de levaduras que con frecuencia generan proteínas con baja estabilidad estructural, la demanda de complejas plataformas de expresión, los elevados costos de producción y las estrictas medidas de seguridad que requieren los sistemas basados en el cultivo de células de insectos o mamíferos y en el uso de animales transgénicos (Verch *et al.* 1998). Esto explica el vertiginoso crecimiento que ha experimentado la agricultura molecular basada en la producción de proteínas recombinantes farmacológicamente útiles en plantas superiores (Badri *et al.* 2009).

Este sistema de expresión híbrido, conformado por una parte por la planta hospedera, quien funge como el biorreactor donde se producen, ensamblan y almacenan los péptidos heterólogos, y por otra parte el vector viral encargado de transportar y entregar el constructo genético que se desea expresar; ofrece soluciones para algunos de los problemas relacionados con los sistemas convencionales. Por ejemplo, ausencia de riesgo de contaminación con patógenos de humanos como virus o priones (Ma *et al.* 2003), bajo costo de producción (especialmente para la producción a gran escala), alto rendimiento de la proteína foránea, anticuerpos ensamblados apropiadamente o con un plegamiento proteico equivalente al encontrado en otros sistemas eucarióticos, posibilidad de expresar anticuerpos "humanizados", expresión de vacunas multicomponentes en un mismo tejido u órgano vegetal, facilidad de manejo de plantas en invernadero, rápida distribución de plantas a escala mundial, posibilidad de producir vacunas comestibles para la vacunación masiva y producción de péptidos altamente inmunogénicos.

El primer intento en el desarrollo de vectores virales de plantas incluyó el uso de virus con genomas de ADN; sin embargo, la complejidad de los ciclos de replicación de esta clase de virus los hace incompatible para alcanzar altos niveles de expresión de la proteína foránea (Cañizares *et al.* 2005). Por tal motivo, la mayoría de los vectores virales emplea virus que poseen genomas de ARN bicatenario o monocatenario con polaridad positiva. En este sentido, la expresión de proteínas a través de este sistema aprovecha la fácil manipulación de los clones de ADN complementario de virus vegetales con genomas de ARN simple banda (Cañizares *et al.* 2005, Komarova *et al.*, 2010) y la capacidad que poseen los transcritos virales modificados para ser traducidos directamente en células vegetales aisladas o en plantas completas.

Inicialmente se diseñaron dos sistemas básicos de expresión basados en vectores virales que se encuentran ubicados dentro del grupo de los vectores de primera generación. El primero de ellos denominado "*Sistema de expresión de*

polipéptidos", se emplea para expresar proteínas recombinantes completas no fusionadas que se acumulan dentro de la planta, y el segundo conocido como "*Sistema de presentación de epítopes*", en el cual el vector viral es diseñado de forma tal que un péptido antigénico corto es fusionado a la cubierta proteica del virión y posteriormente es desplegado sobre la partícula del virión ensamblado (Yusivob *et al.* 1997, Marusic *et al.* 2001, Donini *et al.* 2005; Noguera & Fermín 2013). Este último sistema ha servido de base para desarrollar una plataforma conocida como "*Virus-Like Particles*" o VLPs, la cual permite desarrollar vacunas para muchas de las patologías que afectan actualmente al hombre. La tecnología de las VLPs permite producir en un corto período de tiempo viriones no infectivos; es decir, partículas virales desprovistas de su ácido nucleico, pero ensambladas apropiadamente expresando sobre su cubierta la secuencia completa de un péptido inmunogénico, un anticuerpo o una vacuna. Algunos ejemplos de la aplicación de esta reciente tecnología, denominada VLPExpressTM y ProficiaTM, son el desarrollo de una vacuna cuadrivalente que está diseñada para contrarrestar los embates ocasionados a nivel mundial por la cepa H1N1 del virus de la influenza (estudio fase III), la producción de una vacuna candidata contra la raza H5N1 (estudio en fase II) y una vacuna trivalente contra las razas H1N1, H3N2 e influenza virus B (estudio fase II), responsables de muchas de las influenzas estacionales (Pillet *et al.* 2016, MEDICAGO, 2018).

Adaptaciones posteriores en el uso de la tecnología de los vectores de expresión viral de primera generación, incluyen el uso de versiones deconstruidas de sus genomas (Hefferon 2012). Esta modalidad consiste en un sistema de vectores binarios en el que el genoma viral se encuentra repartido entre dos plásmidos y la secuencia codificante del gen de interés está asociada al gen de la proteína de cápside viral que se ubica en uno de los episomas (FIGURA 1). Las ventajas principales de esta aproximación son, aumento de la estabilidad del gen foráneo dentro del constructo, rapidez en la expresión del péptido heterólogo y alta producción de un gran número de proteínas farmacéuticas recombinantes, algunas de las cuales se encuentran actualmente en evaluación clínica (Peyret & Lomonossoff 2015). Esta estrategia experimental que define a los vectores virales de segunda generación, surge para dar respuesta a las limitaciones relacionadas con la replicación del genoma viral, la inestabilidad del constructo ocasionada por el tamaño del gen de interés, los problemas asociados a algunas funciones indeseadas del vector que se desean eliminar, con la necesidad de añadir o reubicar funciones que no derivan directamente del virus, o simplemente para delegar funciones que son necesarias y que pueden ser proporcionadas por la célula hospedera (Gleba *et al.* 2004).

Actualmente se encuentran disponibles versiones deconstruidas para algunos virus de ARN que infectan plantas dicotiledóneas, dentro de ellos se ubican el virus del mosaico del tabaco (*Tobamovirus*), el virus x de la papa (*Potexirus*), el ARN-2 del virus del mosaico del caupí (*Comovirus*), el virus sonajero del tabaco (*Tobravirus*) y el virus enanizante amarillo del tabaco (*Mastrevirus*). En referencia a las especies de virus con genomas deconstruidos que infectan plantas monocotiledóneas se pueden señalar al virus enanizante del trigo, al virus del rayado del maíz (ambos del género *Mastrevirus*, Familia *Gemiviridae*), y al virus del mosaico de la cebada (*Hordeivirus*) (Peyret & Lomonossoff 2015). De igual forma se encuentran accesibles en diversos laboratorios a nivel mundial las versiones de genoma completo de

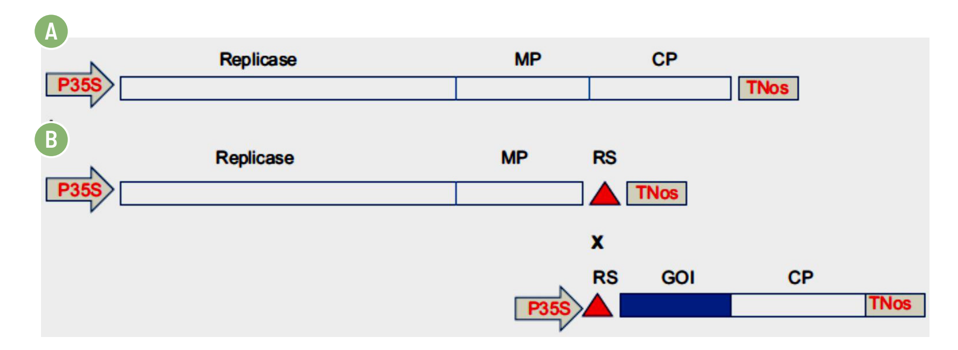


FIGURA 1. Representación esquemática de las versiones completa (A) y deconstruida (B) de un vector de expresión basado en el genoma del virus del mosaico de tabaco (TMV). Se muestran la ubicación de los genes de la replicasa viral, la proteína de movimiento (MP), la proteína de cápside (CP), los sitios de recombinación específica (RS), el promotor 35S del virus del mosaico del coliflor (P35S) y la secuencia de terminación de la nopalina sintasa de *Agrobacterium tumefaciens* (TNos). Cuando se utiliza un virus deconstruido (b), los dos módulos se recombinan por los sitios RS dentro del núcleo y se restablece la secuencia completa del vector quimérico (Hefferon, K., Virology 433, 1-6 (2012) doi: 10.1016/j.viro.2012.06.012).

muchos de estos vectores; por ejemplo, dentro de los más utilizados hasta el presente se encuentran el virus del mosaico del caupí (*CPMV*), el virus del mosaico del pepino (*CMV*), el virus del mosaico de la alfalfa (*AMV*), el virus arbustivo enanizante del tomate (*TBSV*), el virus de la viruela del ciruelo (*PPV*), el virus x de la papa (*PVX*), el virus del mosaico del tabaco (*TMV*), el virus de la necrosis del tabaco (*TNV*), el virus del mosaico amarillo del calabacín (*ZYMV*) y, más recientemente, el virus de la tristeza de los cítricos (*CTV*) que infecta plantas leñosas (FIGURA 2) (Folimonov *et al*. 2007, Lico *et al*. 2012).

Otras mejoras al sistema de vectores virales de segunda generación involucran cambios en el método de inoculación o entrega de los vectores modificados a la planta hospedera. Esta estrategia, conocida como "magnifección" o MagnICONTM (Icon Genetics, Halle, Alemania), utiliza un sistema híbrido entre los vectores virales y el mecanismo de infección de la bacteria patógena de plantas *Agrobacterium tumefaciens* (Hooykaas & Schilperoort 1992, Valderrama *et al*. 2005, Komarova *et al*. 2010, Husk *et al*. 2014). La expresión transitoria de la proteína foránea se logra luego de realizada la agroaspersión o agroinfiltración de dos módulos separados conformados por el genoma de un vector de expresión viral deconstruido, los cuales son ensamblados dentro de la célula vegetal utilizando la información genética y la maquinaria metabólica de *Agrobacterium* para generar un replicón viral funcional (Hefferon *et al*. 2012, Lico *et al*. 2012, Klimyuka *et al*. 2014).

Una aproximación experimental posterior emplea un vector basado en el genoma del TMV que carece de la secuencia codificante de la proteína de cápside (Kagale *et al*. 2012). Esta última modificación genera un incremento de cien veces la acumulación de la proteína recombinante, lo que a su vez se ve favorecido por el método de inoculación vía agroaspersión ya mencionado (FIGURA 3). Adicionalmente, se reubica el marco de lectura del gen foráneo más cerca del extremo 3` del replicón viral, con la finalidad de proporcionarle más estabilidad al inserto, y se añade la secuencia codificante de la proteína supresora del silenciamiento viral P19 del virus enanizante del tomate (TBSV), au-

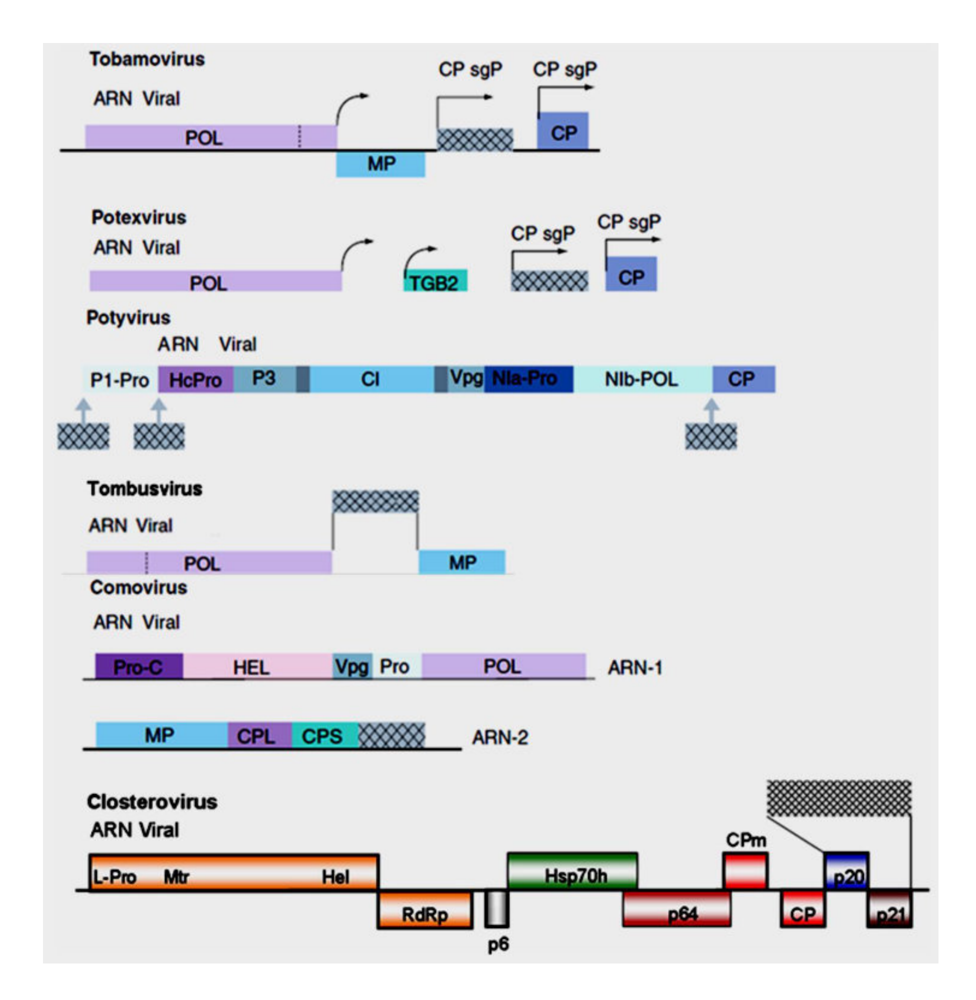


FIGURA 2. Organización genómica de los virus de plantas utilizados para expresar proteínas recombinantes. Las posiciones donde se insertan los genes de interés se identifican con cajas de líneas entrecruzadas. Las funciones de algunos genes se detallan a continuación. POL/RdRp: ARN polimerasa dependiente de ARN, MP: proteína de movimiento, CP: proteína de cápside, sgP: promotor sub-genómico, TGB: bloque triple de genes, P1-Pro: proteasa P1, HcPro: componente auxiliar de la proteasa, CI/HEL: helicasa, VPg: proteína viral de anclaje/cebadora, Pro: proteasa, Pro-C: cofactor de proteasa, CPL: proteína de cápside grande, CPS: proteína de cápside pequeña, L-Pro: secuencia líder de la proteasa, Mtr: metiltransferasa, Hsp: gen homólogo de la proteína de choque térmico, CPm: proteína menor de cápside (Noguera Arnaldo & Fermín Gustavo, *Avances en Biomedicina*, 2(3), 137-53 (2013).

mentando así la producción del péptido heterólogo entre 10 y 25 veces su cantidad.

El resto de los cambios realizados a los vectores de segunda generación involucran, el uso del sistema de clonación GatewayTM para facilitar la recombinación sitio-específica, alteración del uso de codones para aumentar la eficiencia de la replicasa viral (RdRp), adición de intrones propios de plantas dentro de la secuencia codificante de la RdRp y de la proteína de movimiento para evitar su clivaje, y finalmente la remoción de sitios de "splicing" del transcrito primario.

Alcances más recientes de la expresión de proteínas recombinantes en plantas, utiliza la sobreexpresión mediada por vectores basados

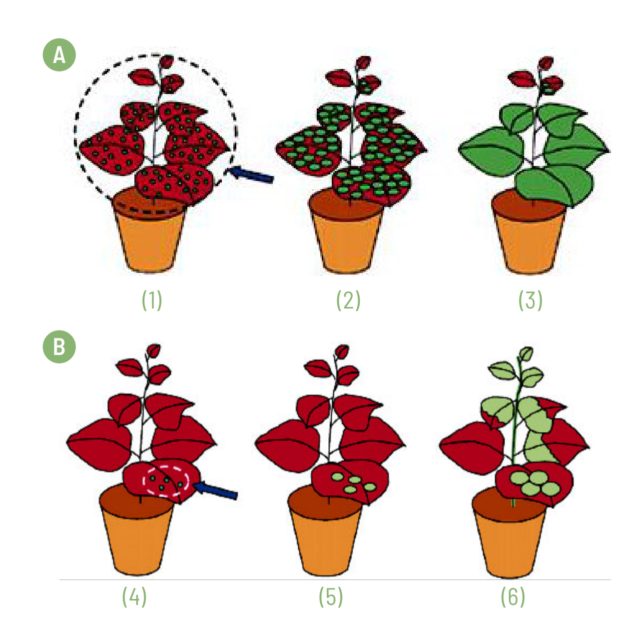
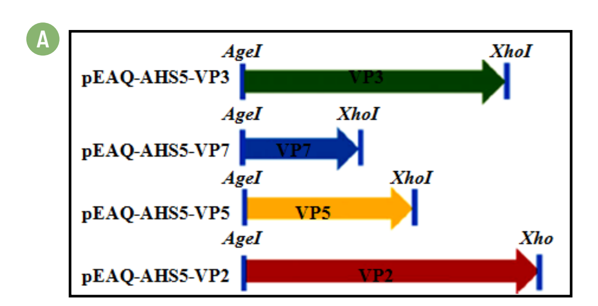


FIGURA 3. Representación esquemática de los mecanismos de inoculación-infección mediada por *Agrobacterium tumefaciens* (A) y por vectores de virus de plantas (B). En (A) se observa un modelo de inoculación a través del método de agroaspersión de un vector viral deconstruido desprovisto de la proteína de cápside (1), y la posterior infección generalizada que ocurre gracias al movimiento intercelular vía plasmodesmos del genoma viral quimérico (2 Y 3). En (B) se representa la inoculación localizada con ARN modificado de un vector viral de genoma completo (4) y su consecuente infección a corta distancia que es dependiente de la proteína de movimiento a través de plasmodesmos (5) y la infección sistémica vía tejido de conducción (floema) mediada por la proteína de cápside (6).

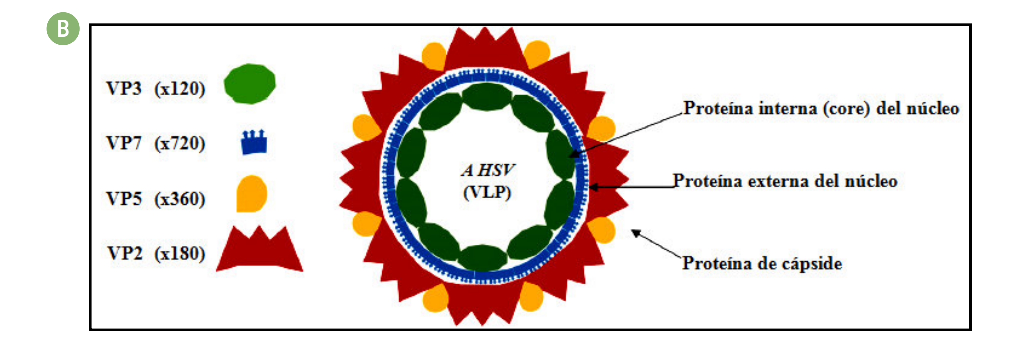
en los virus del mosaico rayado de la cebada (*BSMV*) y del mosaico rayado del trigo (*WSMV*) (Bouton *et al.* 2018). Este trabajo enmarca la inclusión en las tecnologías de expresión de péptidos heterólogos, a diversas especies de cereales cultivadas y no cultivadas (malezas) como por ejemplo, el maíz, el trigo, el sorgo, la cebada y algunas especies de malezas como *Setaria viridis* y *S. italica*.

De igual forma se han introducido mejoras en el sistema de expresión transitoria mediada por *A. tumefaciens* que permiten producir múltiples polipéptidos recombinantes de manera simultánea a partir de un único constructo viral. Estas proteínas que son expresadas de forma no fusionada pueden posteriormente ser ensambladas dentro de la célula vegetal, en una única estructura multicomponente con mayor nivel de complejidad. Algunos ejemplos de esta aplicación fueron reportados por Thuenemann *et al.* (2013) y Dennis *et al.* (2018), quienes desarrollaron VLPs de los *Orbivirus* causantes de la lengua azul (*BTV*) y de la enfermedad del caballo africano (*AHSV*) respectivamente, para lo cual emplearon las cuatro proteínas que componen sus cubiertas proteicas (FIGURA 4). Este proceso, considerado por los autores de estos trabajos como biológicamente funcional, rápido, simple, escalable y económicamente viable; fue ejecutado usando la familia de vectores virales pEAQ basado en el genoma del virus del mosaico del caupí (*CPMV-HT, HT: HyperTransfer*), y cuyo sistema fue diseñado inicialmente por Sainsbury *et al.* (2009).

A



B



C D

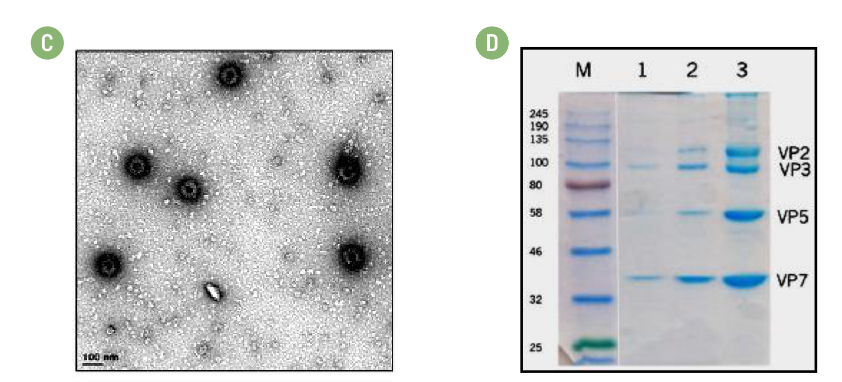


FIGURA 4. Representación esquemática de los constructos creados a partir de la familia de vectores pEAQ para expresar las proteínas estructurales del *Orbivirus* causante de la enfermedad del caballo africano (AHSV), serotipo 5. (A) Estructura de los genes codificantes de las proteínas estructurales VP2, VP3, VP5 y VP7 del AHSV, se destacan los sitios de restricción empleados para realización la ligación al vector pEAQ-HT. (B) Diagrama estequiométrico de las proteínas VPs y la forma en cómo se ensamblan en partículas como virus (VLP). (C) VLPs provenientes de extracto foliar de plantas de *N. benthamiana* y observadas a través de microscopía electrónica de transmisión. (D) Separación de las proteínas VPs mediante SDS-PAGE seguido por tinción con azul de Coomassie. 1, 2 y 3 representan tres fracciones diferentes de extractos foliar crudo purificadas por gradiente de densidad (Dennis Susan, *et al.*, *Plant Biotechnology Journal* 16(2): 442-50 (2018), doi: 10.1111/pbi.12076).

Con este mismo enfoque se construyeron un grupo de vectores denominados pEff, con el que se han producido simultáneamente múltiples antígenos a partir de un solo evento de ligación-expresión. El sistema pEff consta de un vector de 13 kilobases fabricado empleando elementos genéticos del PVX, y el cual fue utilizado para estandarizar la producción de una vacuna candidata constituida por el ectodominio de la proteína de membrana M2 del virus de la influenza, fusionada al antígeno nuclear (core) del virus de la hepatitis B (Mardanova *et al.* 2017). Los resultados reportados en este ensayo demostraron la eficiencia y rapidez de este vector para producir antígenos recombinantes en plantas de *Nicotiana benthamiana* "*in vivo*". Estas últimas estrategias descritas acerca de la producción de vacunas multicomponentes o multiepítopes representan un avance significativo del trabajo inicialmente reportado por Verch *et al.* (1998), quienes utilizando el vector viral TMV30B lograron expresar y ensamblar en células de tabaco un anticuerpo monoclonal denominado CO17-1A, que está dirigido contra un tipo de antígeno de cáncer colorectal.

Por otra parte, se comenzaron a estandarizar estrategias de expresión basadas en vectores con genomas de ADN monocatenario. Una aplicación reciente de este sistema se logró utilizando elementos genéticos de los virus del rizado foliar del algodón (*CLCuMV*), del rizado foliar del tomate (*TYLCV*), así como de elementos virales satélites asociados a estos virus (Kachoie *et al.* 2018). A partir de este vector se construyeron quimeras virales portando el gen de la proteína de cápside p24 del VIH-1 en sustitución del elemento betasatélite C1 (βC1), que comúnmente se asocia con la replicación y el desarrollo de síntomas ocasionados por los dos Geminivirus mencionados previamente (Fauquet *et al.* 2005). Los resultados de este estudio permitieron determinar la expresión exitosa de p24 en plantas de *N. benthamiana* y *N. glutinosa* cuando éstas fueron inoculadas con el vector viral *CLCuMV* modificado; es decir, sustituyendo la secuencia de βC1 por la de p24. De esta forma se logró evidenciar la eficiencia que posee este vector de ADN para entregar genes foráneos en plantas y el efecto supresor del componente βC1 sobre la replicación genómica del vector *CLCuMV* y la expresión de péptidos heterólogos.

CONTROVERSIA ENTRE LOS PATRONES DE N-GLICOSILACIÓN Y O-GLICOSILACIÓN DE PROTEÍNAS RECOMBINANTES EN PLANTAS

Una consideración importante de los sistemas de expresión heteróloga de proteínas es la complejidad de las modificaciones post-traduccionales, tales como glicosilación, fosforilación, metilación, acetilación, formación de puentes disulfuros y plegamiento, que son necesarias para reproducir la estructura nativa y biológicamente activa de las proteínas. En plantas, el retículo endoplasmático (RE) el cual es el compartimiento sub-celular que funciona como puerta de entrada a la vía secretora (Marusic *et al.* 2009), es el lugar de mayor importancia para que ocurran las reacciones de glicosilación y establecimiento de puentes disulfuros (Heleinius & Aebi 2001).

La razón por la cual la vía secretora de plantas ha sido ampliamente explotada para la producción de proteínas farmacéuticas importantes, radica en la mayor estabilidad que posee la proteína heteróloga cuando es almacenada en compartimientos sub-celulares donde predomina un ambiente oxidativo, pocas proteasas y baja actividad hidrolítica, características propias del RE (Ko *et al.* 2009, Marusic *et al.* 2009).

Además, este compartimiento puede tolerar alta acumulación de proteínas solubles sin comprometer el funcionamiento celular (Wandelt *et al.* 1992). No obstante, aun cuando el plegamiento que puedan sufrir las proteínas en el RE ha evolucionado para favorecer su estabilidad y actividad biológica, la retención en el lumen del RE de polipéptidos que naturalmente residen en el citosol puede cambiar su plegamiento y tener efectos adversos sobre su funcionamiento (Noguera & Fermín 2013). Esta consecuencia deriva básicamente de la diferencia existente entre los patrones de glicosilación de estos compartimientos.

Diversos trabajos han mostrado especial interés acerca de la divergencia en los pasos de glicosilación que ocurren en el Golgi medio y *trans* entre células de plantas y mamíferos (Hellwig *et al.* 2004, Ko & Koprowski *et al.* 2005). Aun cuando el patrón de glicosilacion que ocurre en residuos específicos de asparaginas (NXS/T) durante su paso por el lumen del RE y el Golgi *cis* es bastante conservado entre estos dos tipos celulares (Ko *et al.* 2009), el uso en humanos de muchas glicoproteínas de importancia terapéutica derivadas de plantas ha tenido aplicaciones limitadas. La desventaja principal de esta clase de proteínas recombinantes está asociado con el tipo de *N*-glicanos propios de células vegetales [β(1,2)-xilosa y α(1,3)-fucosa] que son añadidos a la estructura de las proteínas durante su desplazamiento por los compartimientos del Golgi medio y *trans* (FIGURA 5). Esto se debe básicamente a que los residuos de xilosil y fucosil sobre los complejos *N*-glicanos de plantas han demostrado ser el epítope clave responsable de la alergenicidad en humanos de este tipo de glicoproteínas (Doran 2000).

Dada la marcada plasticidad del proteoma de las plantas se han sugerido diversas estrategias para evitar la adición de los glicanos propios de células vegetales a los péptidos heterólogos. Por ejemplo, la co-expresión de múltiples proteínas que permitan manipular cuidadosamente la vía secretora en plantas para producir polipéptidos con patrones de glicosilación similar al que ocurre en mamíferos. Tal es el caso de la "humanización" de la maquinaria de glicosilación que busca expresar las enzimas β(1,4)–galactosiltransferasa y sialiltransferasa en plantas. Otras alternativas que se pueden implementar para soslayar la adición de los glicanos inmunogénicos de plantas incluyen, uso de péptidos señales propios de la vía secretora, maduración proteolítica a lo largo de la misma vía de producción, identificación y expresión de chaperonas moleculares que proporcionen estabilidad a la glicoproteína expresada, retención de la glicoproteína recombinante en el lumen del RE mediante la adición en el extremo C-terminal de la secuencia del hexapéptido señal "SE(H/K)DEL", para prevenir las glicosilaciones tardías específicas de células vegetales (Margolin *et al.* 2018). De igual forma se puede añadir la secuencia de la prolamina "γ-zein" del maíz, la cual permite formar cuerpos proteicos y acumularlos en altas cantidades en este compartimiento sub-celular (Marusic *et al.* 2009).

Contrariamente, y a pesar de las diferencias significativas de la *O*-glicosilación entre plantas y animales, la ingeniería genética vegetal ha estado enfocada en estrategias que utilizan deliberadamente los *O*-glicanos específicos de plantas sobre péptidos recombinantes (Webster & Thomas 2012). Este tipo de modificación consiste en la adición de oligosacáridos al oxígeno del grupo hidroxilo sobre la cadena lateral de los aminoácidos serina, treonina, hidroxilisina o hidroxiprolina, y su empleo se debe al amplio rango de características estructurales y funcio-

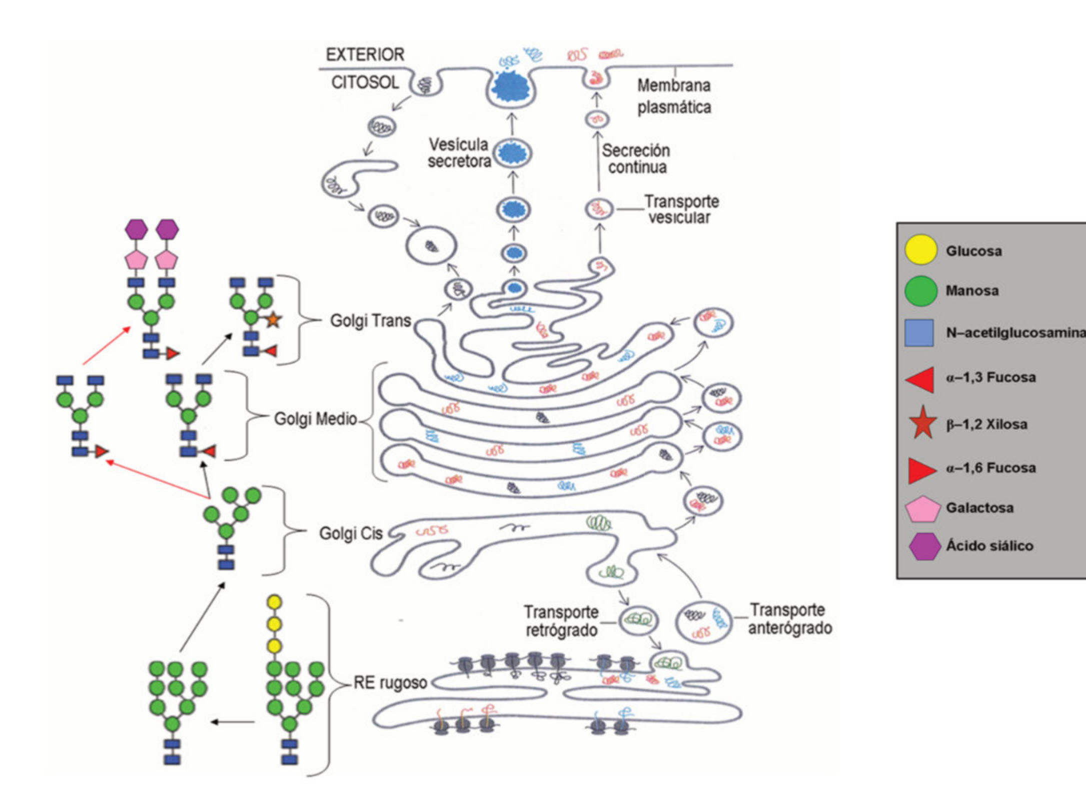


FIGURA 5. Patrón de glicosilación de proteínas en plantas y animales. Las proteínas recombinantes expresadas en plantas experimentan la adición de N-glicanos propios de células vegetales [α(1,3)-fucosa y β(1,2)-xilosa], los cuales son añadidos a su estructura durante el desplazamiento por los compartimientos del Golgi medio y *trans*. Nótese que las modificaciones post-traduccionales entre ambos tipos de células son iguales hasta el Golgi *Cis*. La ruta de glicosilación en células animales se indica con flechas rojas. Los polipéptidos destinados a permanecer en el lumen del retículo endoplasmático (RE) son marcados con la secuencia del tetrapéptido señal (K/H)DEL antes de ser exportados por primera vez desde el RE hacia el Golgi Cis (transporte anterógrado), lo cual permite que estos péptidos sean recuperados y devueltos al RE a través del transporte retrógrado (Noguera Arnaldo & Fermín Gustavo, *Avances en Biomedicina*, 2(3), 137-53 (2013).

nales que estos conjugados son capaces de afectar. En este sentido, diversos trabajos han propuesto que la *O*-glicosilación puede aumentar la estabilidad, el rendimiento y el comportamiento fármaco-cinético de muchas proteínas que tienen un tiempo de vida media muy corto (Xu *et al.* 2007, Xu *et al.* 2008, Tan *et al.* 2010).

En mamíferos la mayoría de los *O*-glicanos se forman en la vía secretora mediante la adición de *N*-acetilglucosamina en residuos de serina o treonina, mientras que en plantas los residuos de prolina son convertidos a hidroxiprolina (Hyp) por la actividad de la enzima prolil-4-hidroxilasa (P4H), los cuales son posteriormente conjugados con arabinosa originando una estructura que no está presente en mamíferos (FIGURA 6) (Montero & Steinkellner 2018). De esta forma, la principal limitación de los *O*-glicanos producidos en plantas es la presencia de residuos de Hyp que obstaculizan la modificación propia de mamíferos.

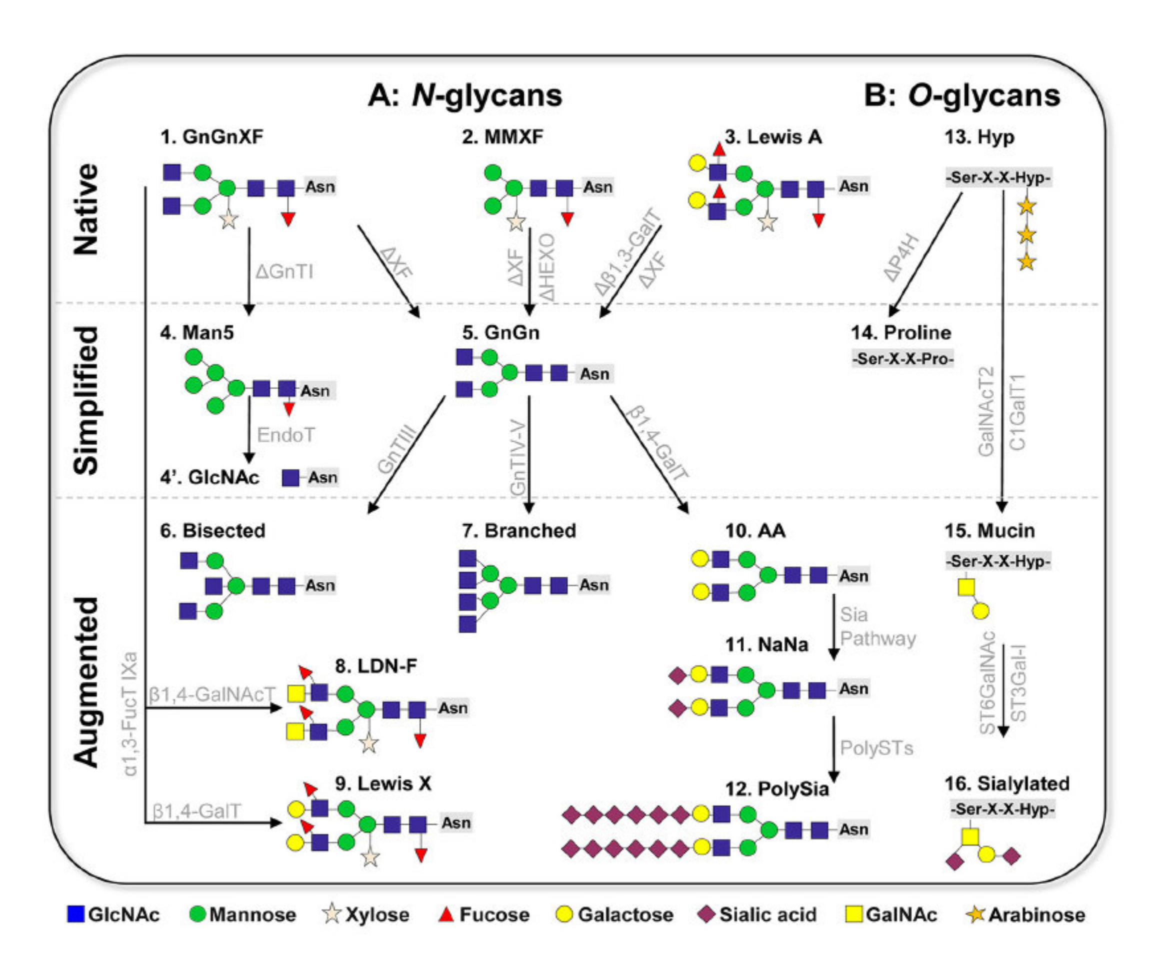


FIGURA 6. Representación esquemática del desarrollo de glicanos en células vegetales. (A) N-glicanos. Nativa: Las tres glicoformas principales frecuentemente detectadas en plantas silvestres son 1: GnGnXF, 2: MMXF, 3: Estructura de Lewis A. Simplificada: Simplificación de glicanos ocasionada por deleción 4: Man5, estructura generada por deficiencia de la N-acetilgucosaminiltransferasa I (GnTI), 4`: GlcNAc individual generada por clivaje, 5: GnGn (núcleo eucariótico común). Aumentada: Aumento de glicanos de plantas por sobreexpresión estable o transitoria de enzimas glicosilasas foráneas. 6: GnGnbi (estructura bifurcada), 7: ([GnGn])([GnGn]) (estructura ramificada), 8: LDN-F (estructura tipo helminto), 9: Estructura de Lewis X, 10: AA (estructura β-1,4 galactosiltranferasa), 11: NaNa (estructura α-2,6 sialiltransferasa), 12: PoliSia (estructura polisialidada). (B) O-glicanos. Nativa 13: Glicoforma nativa común (Hidroxiprolina "Hyp" conjugada con residuos de arabinosa). Simplificada 14: Prolina (deleción de la P4H para prevenir la conversión de prolina a Hyp). Aumentada 15: Mucina (sobreexpresión de la GalNAc transferasa-2 humana (GalNAcT2) y de la β-1,3-galactosiltransferasa de *Drosophila melanogaster* (C1GalT1), 16: Glicano sialidado (sobreexpresión de α-2,6 y α-2,3 sialiltransferasa (ST6GalNAc y ST3Gal-I) (Montero Laura & Steinkellner Herta, *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 6, 1-8 (2018). doi: 10.3389/fbioe.2018.00081).

Dado que esta estructura específica de plantas puede formar un determinante inmunogénico en proteínas terapéuticas recombinantes, se ha desarrollado una estrategia que permite humanizar la vía de la *O*-glicosilación en plantas mediante el silenciamiento del gen codificante de la enzima P4H, lo que permite remover eficientemente este tipo de modificación sobre los péptidos recombinantes (Parsons *et al.* 2013). En este sentido, actualmente se disponen de diversas alternativas que permiten manipular la vía secretora de plantas, con el propósito de producir péptidos recombinantes con patrones de glicosilación lo más parecido al de su contraparte mamífero (FIGURA 6), y evitar de esta forma el riesgo de incorporar glicanos inmunogénicos propios de células vegetales en las proteínas heterólogas.

Un número importante de vacunas candidatas basadas en glicoproteínas se han expresado exitosamente en plantas, dentro de éstas se encuentran anticuerpos y antígenos relacionados con enfermedades humanas de alto impacto, como son, la inmunodeficiencia ocasionada por el VIH, las influenzas estacionales producidas por los virus de la gripe, así como el dengue, la fiebre Zika, la fiebre amarilla, la fiebre del Nilo, éstas últimas ocasionadas todas por virus del género *Flavivirus*.

La glicoproteína de la envoltura del VIH, por ejemplo, es una molécula altamente glicosilada (Carter & Saunders 2007), la cual experimenta un clivaje proteolítico por una Furin proteasa durante su translocación a lo largo de la vía secretora para producir dos polipéptidos triméricos denominados gp41 y gp120, que representan las glicoproteínas de membrana de este virus (Decroly *et al.* 1994, Vollenweider *et al.* 1996). La maduración proteolítica del polipéptido precursor gp 160 es un requisito para que adopten la estructura cuaternaria funcionalmente correcta. En este sentido, se debe considerar que los epítopes inmunogénicos de las gp41 y gp120 contra los cuales se desarrollan anticuerpos neutralizantes, están altamente glicosilados y además se encuentran estéricamente inaccesibles previo al proceso de clivaje. Por esta razón se han propuesto diversos trabajos que emplean la expresión transitoria mediada por vectores de virus de plantas, de determinados epítopes ubicados en el domino V3 de la gp 120 y del epítope conservado ELDKWAS de la gp41 (Yusibov *et al.* 1997, Marusic *et al.* 2001). Estudios preclínicos más recientes reportaron la producción de anticuerpos neutralizantes contra la proteína de la envoltura viral sin clivar (Georgiev *et al.* 2015, Sharma *et al.* 2015), los cuales han servido como punto de partida para expresar en plantas glicoformas triméricas de gp160 no clivadas para estudios de inmunogenicidad (Margolin *et al.* 2019).

Otra glicoproteína utilizada con este enfoque, es la hemaglutinina (HA) presente en la envoltura viral de los virus responsables de ocasionar las influenzas estacionales a nivel mundial. Al igual de lo que ocurre para VIH con su proteína de envoltura, para los influenzavirus también es necesario que la glicoproteína HA experimente un proceso de glicosilación y de un clivaje proteolítico mediado por endoproteasas celulares, para que adquiera su estatus de virus infectivo (Margolin *et al.* 2018). En plantas la expresión de este polipéptido se ha reportado en sus tres glicoformas; es decir, como precursor inmaduro no clivado Ho (Mortimer *et al.* 2012), y como péptido maduro mostrando el dominio externo de membrana HA1 y el dominio transmembranal HA2 (Le Mauff *et al.* 2015). Estos requisitos, bioquímicamente necesarios, son aspectos que la ingeniería genética de plantas debe tener en

consideración cuando se propone desarrollar una estrategia de producción de proteínas heterólogas basadas en cualquier sistema de expresión, ya sea estable o transitoria.

TECNOLOGÍA DE LAS VLPs

Las partículas parecidas a virus, por sus siglas en inglés VLP (*Virus-Like Particle*), consisten de proteínas virales derivadas de las proteínas estructurales de un virus, las cuales se ensamblan apropiadamente simulando las características morfológicas del virión. Estas proteínas están acopladas o embebidas en una bicapa lipídica que proviene, bien de la membrana de la célula infectada o de una bicapa construida artificialmente, como por ejemplo un liposoma (FIGURA 7). Dentro de las características que hacen de las VLPs una herramienta biotecnológica interesante para la producción de fármacos, se puede señalar que al no poseer ácido nucleico se comportan como unidades no infecciosas, mejoran la captación de antígenos por el sistema inmune de mucosa, inducen fuerte respuesta inmune y proporcionan protección completa, pueden purificarse más fácilmente y poseen proteínas de cápside capaces de auto-ensamblarse de manera espontánea y estable dentro de VLPs, como ocurre por ejemplo, con el virus de la hepatitis B (Hepadnavirus), el virus de Norwalk (Calicivirus), el virus de la diarrea murina (Rotavirus), el virus del papiloma humano (Papilomavirus) y el virus de la gripe (Orthomixovirus) (O`Brien 2000, D´Aoust *et al.* 2010, Pillet *et al.* 2015, Marsian y Lomonossoff 2016, Pillet *et al.* 2016, González *et al.* 2018, MEDICAGO, 2018).

Dentro de la tecnología de los vectores virales para la producción de VLPs, el antígeno del core del virus de la hepatitis B (HBcAg) representa una de las primeras partículas producidas por expresión transitoria en plantas. La expresión de una forma monomérica del HBcAg se ensambló espontáneamente formando partículas como el core nativo, las cuales mostraron una fuerte inmunogenicidad asociada a su forma; es decir, relacionada con la estructura de sus espículas y con la presentación repetitiva de los determinantes antigénicos sobre su superficie (Mechtcheriakova *et al.* 2006). Así mismo, se ha establecido una plataforma en plantas para la producción de VLPs portando la glicoproteína hemaglutinina del influenzavirus A. Actualmente esta vacuna candidata, considerada una de las demostraciones más importantes de la agricultura molecular de plantas, se expresa en cantidades cercanas a los 50 mg/Kg de peso fresco foliar, unos niveles de rendimiento inusualmente altos para este tipo de sistema heterólogo (D´Aoust *et al.* 2008, Margolin *et al.* 2018). Este trabajo pionero, propiedad de la trans-nacional *Medicago Inc.*, ha proporcionado hasta este momento la única glicoproteína de origen viral evaluada en humanos (Pillet *et al.* 2016) y sujeta a aprobación por la FDA para ser liberada en el año 2020 como vacuna contra la influenza.

Estos alcances, producto de la cohesión de ramas de las ciencias tan disimiles como son la biología molecular e ingeniería genética de plantas, la virología clásica y molecular, la inmunología, la tecnología farmacéutica y la botánica clásica, representan un hito para la industria farmacéutica actual y para la salud y el bienestar humano, ya que con los mismos se espera producir las vacunas necesarias para paliar la problemática ocasionada por las enfermedades infecto-contagiosas más comunes presentes a nivel mundial.

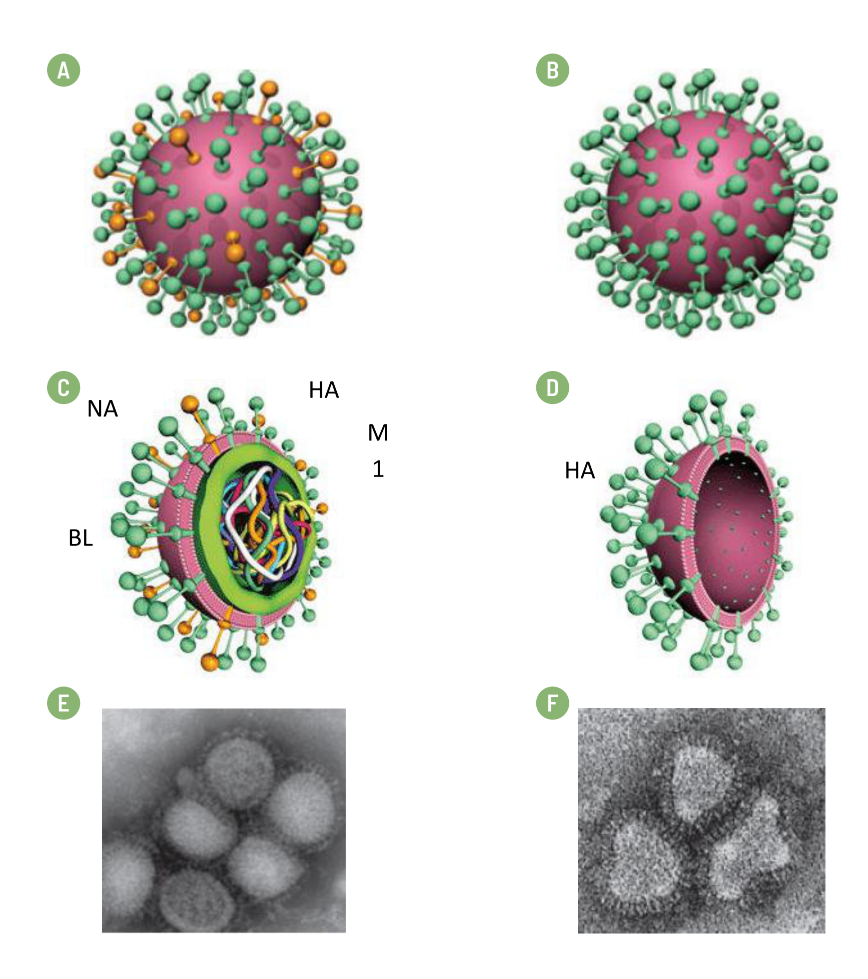


FIGURA 7. Representación esquemática de la forma *in vivo* del virus de la influenza y de su VLP. Se comparan las características externas de la partícula viral (A) y la VLP (B). Se muestran las proteínas estructurales de la envoltura de un virión *in vivo*, denominadas hemaglutinina (HA) y neuraminidasa (NA), la bicapa lipídica (BL) que proviene de la membrana plasmática de la célula hospedera y que se adosa sobre la partícula viral durante el proceso de gemación, y la proteína de matriz (M1) que proporciona la estructura interna del virión (C). Se observa la estructura de una VLP portando sólo la proteína estructural HA (D). Esta última se desarrolló utilizando la tecnología propuesta por *Medicago Inc.*, empleando vectores virales inoculados en plantas de *N. benthamiana*. Se muestran una partícula viral silvestre (E) y una partícula como virus (F) a través de microscopía electrónica de transmisión (D´Aoust, Marc-André et al., *Plant Biotechnology Journal*, 8(5), 607-19 (2010), doi: 10.1111/j.1467-7652.2009.00496.x).

CONCLUSIONES

1. La producción de fármacos en plantas es una tecnología promisoria y de interés creciente en la industria farmacéutica actual para el desarrollo de vacunas.
2. Las plantas representan una plataforma económicamente viable y segura para el desarrollo de vacunas de interés terapéutico en humanos.

3. La vía secretora de plantas proporciona una alternativa apropiada para expresar péptidos recombinantes con patrones de glicosilación muy parecidos al encontrado en proteínas de origen animal.
4. La amplia variedad de VLPs producidas en plantas ha inducido el desarrollo exitoso de un mecanismo de respuesta inmune protectivo en los modelos animales evaluados.
5. Dentro de los criterios considerados por las empresas farmacéuticas para adoptar la estr-ategia de producción de proteínas recombinantes basada en el sistema de expresión mediado por vectores virales, se encuentran, factibilidad y rendimiento económico, ma-yor producción y rendimiento de la proteína de interés (≥ 1% de proteínas solubles totales), posibilidad de proyectar la producción a gran escala en un período corto de tiempo, demanda de infraestructura con niveles de bioseguridad no tan estrictos, y por último pero no menos importante, que el péptido heterólogo, ya sea vacuna, anti-cuerpo o antígeno, sea altamente inmunogénico y que proporcione inmunidad a largo plazo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BADRI, M., RIVARD, D., COENEN, K., MICHAUD, D. 2009. Unintended molecular interactions in transgenic plants expressing clinically useful proteins: The case of bovine aprotinin traveling the potato leaf cell secretory pathway. *Proteomics*, 9: 746-56.

BOUTON, C., KING, C., CHEN, H., AZHAKANANDAM, K., BIERI, S., KOSACK, K., KANYUKA. 2018. Foxtail mosaic virus: A viral vector for protein expression in cereals. *Plant Physiology*, doi: https://doi.org/:10.1104/pp.17.01679.

CAÑIZARES, M., NICHOLSON, L., LOMONOSSOFF G. 2005. Use of viral vector for vaccine production in plants. *Immunol Cell Biol*, 83: 263-70.

CARTER, J., SAUNDERS, V. 2007. *Virology: Principles and Application*s. UK: John Wiley & Sons Ltd.

D´AOUST, M., LAVOIE, P., COUTURE, M., TREPANIER, S., GUAY, J., DARGIS, M., MONGRAND, S., LANDRY, N., WARD, B. VEZINA, L. 2008. Influenza virus-like particles produced by transient expression in *Nicotiana benthamiana* induce a protective immune response against a lethal viral challenge in mice. *Plant Biotechnology Journal*, 6(9): 930-40. doi: 10.1111/j.1467-7652.2008.00384.x.

D´AOUST, M., COUTURE, M., CHARLAND, N., TRÉPANIER, S., LANDRY, N., ORS, F., VÉZINA, L. 2010. The production of hemagglutinin-based virus-like particles in plants: a rapid, efficient and safe response to pandemic influenza. *Plant Biotechnology Journal*, 8(5), 607-19: doi: 10.1111/j.1467-7652.2009.00496.x.

DENNIS, S., MEYERS, A., GUTHRIE, A., HITZEROTH, I., RYBICKI, E. 2018. Immunogenicity of plant-produced African horse sickness virus-like particles: implications for a novel vaccine. *Plant Biotechnology Journal*, 16(2): 442-50. doi: 10.1111/pbi.12076.

DECROLY, E., VANDENBRANDEN, M., RUYSSCHAERT, J., COGNIAUX, J., JACOB, G., HOWARD, S., MARSHALL, G., KOMPELLI, A., BASAK, A., JEAN, F. 1994. The convertases furin and PC1 can both cleave the human immunodeficiency virus (HIV)-1 envelope glycoprotein gp160 into gp120 (HIV-1 SU) and gp41 (HIV-I TM). *J Biol Chem*, 269(16): 12240-7.

DONINI, M., LICO, CH., BASCHIERI, S., CONTI, S., MAGLIANI, W., POLONELLI, L., BENVENUTO E. 2005. Production of an engineered killer peptide in Nicotiana benthamiana by using a Potato Virus X expression system. *Appl Environ Microbiol*, 71(10): 6360-7.

DORAN, P. 2000. Foreign protein production in plant tissue cultures. *Curr. Opin. Biotechnol*, 11: 199-204.

FAUQUET CM, MAYO MA, MANILOFF J, DESSELBERGER U, BALL LA. 2005. *Virus taxonomy, eighth report of the International Comittee on Taxonomy of Viruses*. San Diego, California: Elseiver Academic Press.

FOLIMONOV, A., FOLIMONOV, S., BAR-JOSEPH, M., DAWSON, W. 2007. A stable RNA virus–based or citrus trees. *Virology*, 368: 205-16.

GEORGIEV, I., JOYCE, M., YANG, Y., SASTRY, M., ZHANG, B., BAXA, U., CHEN, R., DRUZ, A., LEES, C., NARPALA, S., SCHON, A., VAN GALEN, J., CHUANG, G., GORMAN, J., HARNED, A., PANCERA, M., STEWART, G., CHENG, C., FREIRE, E., MCDERMOTT, A., MASCOLA, J. KWONG, P. 2015. Single-Chain Soluble BG505.SOSIP gp140 Trimers as Structural and Antigenic Mimics of Mature Closed HIV-1 *Env. J Virol*, 89(10): 5318-29.

GLEBA, Y., MARILLONNET, S., KLIMYUK, V. 2004. Engineering viral expression vectors for plants: the "full virus" and the "deconstructed virus" strategies. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 7(2): 182-8.

GONZÁLEZ, C., ACERO, G., GARCÍA, Y., URIBE, C., VÁZQUEZ, V., CARRILLO, M., GEVORKIAN, G., GÓMEZ, M. 2018. Plant-based chimeric HPV-virus-like particles bearing amyloid-β epitopes elicit antibodies able to recognize amyloid plaques in APP-tg mouse and Alzheimer's disease brains. *Inflammopharmacology*, 26(3): 817-27. doi: 10.1007/s10787-017-0408-2.

HEFFERON, K. 2012. Plant virus expression vectors set the stage as production platforms for biopharmaceuticals proteins. *Virology*, 433: 1-6.

HELEINIUS, A., AEBI, M. 2001. Intracellular functions of N-linked glycans. *Science*, 291: 2364-9.

HELLWIG, S., DROSSARD, J., TWYMAN, R., FISCHER, R. 2004. Plant cell cultures for the production of recombinant proteins. *Nat. Biotechnol,* 22(11): 1415-22.

HOOYKAAS, P., SCHILPEROORT, R. 1992. Agrobacterium and plant genetic engineering. *Plant Mol Biol,* 19: 15-38.

HUSK, A., HAMORSKY, K., MATOBA, N. 2014. Monoclonal antibody purification (Nicotiana benthamiana Plants). *Bio Protoc.*, 4(2): 1-7.

KACHOIE, E., BEHJATNIA, S., KHARAZMIN, S. 2018. Expression of Human Immunodeficiency Virus type 1 (HIV-1) coat protein genes in plants using cotton leaf curl Multan betasatellite-based vector. *PLos One*, 13(1): 1-18. doi: 10.1371/journal.pone.0190403.

KAGALE, S., UZUHASHI, S., WIGNESS, M., BENDER, T., YANG, W., HOSSEIN, M., ROZWADOWSKI, K. 2012. TMV-Gate vectors: Gateway compatible tobacco mosaic virus based expression vectors for functional analysis of proteins. *Scientific Reports*, 874(2): 1-10. doi: 10.1038/srep00874.

KLIMYUKA, V., POGUE, G., HERZ, S. BUTLER, J., HAYDON, H. 2014. Production of recombinant antigens and antibodies in Nicotiana benthamiana using "magnifection" technology: GMP-compliant facilities for small-and large-scale manufacturing. *Curr. Top. Microbiol. Immunol.*, 375: 127-54.

KO, K., KOPROWSKI, H. 2005. Plant biopharming of monoclonal antibodies. *Virus Res*, 111(1): 93-100.

KO, K., BRODZIK, R., STEPLEWSKI, Z. 2009. Production of antibodies in plants: approaches and perspectives. *Curr. Top. Microbiol. Immunol*, 332: 55-78.

KOMAROVA, T., BASCHIERI, S., DONINI, M., MARUSIC, C., BENVENUTO, E., DOROKHOV, Y. 2010. Transient expression systems for plant–derived biopharmaceuticals. *Expert Rev Vaccines*, 9(8): 859-76.

LE MAUFF., MERCIER, G., CHAN, P., BUREL, C., VAUDRY, D., BARDOR, M., VEZINA, L.P., COUTURE, M., LEROUGE, P. LANDRY, N. 2015. Biochemical composition of haemagglutinin-based influenza virus-like particle vaccine produced by transient expression in tobacco plants. *Plant Biotechnol. J*, 13(5): 717-25.

LICO, CH., SANTI, L., TWYMAN, R., PEZZOTTI, M., AVESANI, L. 2012. The use of plants for the production of therapeutic human peptides. *Plant Cell Rep*, 31: 439-51.

MA, J., DRAKE, P., CHRISTOU, P. 2003. The production of recombinant pharmaceutical proteins in plants. *Nat. Rev. Genet*, 4(10): 794-805.

MARDANOVA, E., BLOKHINA, E., TSYBALOVA, L., PEYRET, H., LOMONOSSOFF, G., RAVIN, N. 2017. Efficient transient expression of recombinant proteins in plants by the novel pEff vector base on the genome of Potato Virus X. *Frontiers in Plant Science*, 8: 1-8. doi: 10.3389/fpls.2017.00247.

MARGOLIN, E., CHAPMAN, R., WILLIAMSON, A., RYBICKI, E., MEYERS, A. 2018. Production of complex viral glycoprotein in plants as vaccine immunogens. *Plant Biotechnol. J*. doi: 10.1111/pbi.12963.

MARGOLIN, E., CHAPMAN, R., MEYERS, A., VAN DIEPEN, M., XIMBA, P., HERMANUS, T., CROWTHER, C., WEBER, B., MORRIS, L., WILLIAMSON, A., RYBICKI, E. 2019. Production and immunogenicity of soluble plant-produced HIV-1 subtype C envelope gp 140 immunogens. *Frontiers in Plant Science*. doi: 10.3389/fpls.2019.01378.

MARSIAN, J., LOMONOSSOFF, G. 2016. Molecular pharming-VLP made in plants. *Current Opinion in Biotechnology*, 37: 201-6. doi: 10.1016/j.copbio.2015.12.007.

MARUSIC C., RIZZA, P., LATTANZI, L., MANCINI, C., SPADA, M., BELARDELLI, F., BENVENUTO, E., CAPONE I. 2001. Chimeric plant virus particles as immunogens for inducing murine and human immune responses against Human Immunodeficiency Virus Type 1. *J Viro*l, 75(18): 8434-9.

MARUSIC, C., NUTTALL, J., BURIANI, G., LICO, CH., LOMBARDI, R., BASCHIERI, S., BENVENUTO, E., FRIGERIO, L. 2007. Expression, intracellular targeting and purification of HIV Nef variants in tobacco cells. *Biomed Central Biotechnol*, 7: 1-12.

MARUSIC, C., VITALE, A., PEDRAZZINI, E., DONINI, M., FRIGERIO, L., BLOCK, R., DIX, PH., MCCABE, M., BELLUCCI. M., BENVENUTO E. 2009. Plant-based strategies aimed at expressing HIV antigens and neutralizing antibodies at high levels. Nef as a case study. *Transgenic Res*, 18(4): 499-512. doi: 10.1007/s11248-009-9244-5.

MECHTCHERIAKOVA, I., ELAROV, M., NOCHOLSON, L., SHANKS, M., SKRYYABIN, K., LOMONOSSOFF, G. 2006. The use of viral vectors to produce hepatitis B virus core particles in plants. *J. Virol. Methods*, 131(1): 10-5.

MEDICAGO. 2018. *Medicago Technologies*. Quebec, Canadá.: Recuperado de http://medicago.qcqlan.com/medicago-vlps/.

MONTERO, L., STEINKELLNER, H. 2018. Advanced plant-based glycan engineering. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 6, 1-8. doi: 10.3389/fbioe.2018.00081.

MORTIMER, E., MACLEAN, J., MBEWANA, S., BUYS, A., WILLIAMSON, A., HITZEROTH, I. RYBICKI, E. 2012. Setting up a platform for plant-based influenza virus vaccine production in South Africa. *BMC Biotechnol*, 12, 14. doi: 10.1186/1472-6750-12-14.

NOGUERA, A., FERMÍN, G. 2013. Plataformas de expresión en plantas de péptidos humanos terapéuticos: expresión transitoria y estable. *Avances en Biomedicina*, 2:137-53.

O`BRIEN, G., BRYANT, C., CHARLOTTE, V., GREENBERG, H., GARDNER, R., BELLAMY, A. 2000. Rotavirus VP6 expressed by PVX vectors in Nicotiana benthamiana coats PVX rods and also assembles into virus like particules. *Virology*, 270(2): 444-53.

PARSONS, J., ALTMANN, F., GRAF, M., STADLMANN, J., RESKI, R., DECKER, E. 2013. A gene responsable for prolyl-hydroxylation of moss-produced recombinant human erythropoietin. *Sci. Rep*, 3. doi: 10.1038/srep03019.

PEYRET, H., LOMONOSSOFF, G. (2015). When plant virology met Agrobacterium: the rise of the deconstructed clones. *Plant Biotechnology Journal,* 13(8): 1121-35.

PILLET, S., RACINE, T., NFON, C., DI LENARDO, T., BABIUK, S., WARD, B., KOBINGER, G., LANDRY, N. 2015. Plant-derived H7 VLP vaccine elicits protective immune response against H7N9 influenza virus in mice and ferrets. *Vaccine*, 33(46): 6282-9. doi: 10.1016/j.vaccine.2015.09.065.

PILLET, S., AUBIN, É., TRÉPANIER, S., BUSSIÈRE, D., DARGIS, M., POULIN, J., YASSINE, B., WARD, B., LANDRY, N. 2016. A plant-derived quadrivalent virus like particle influenza vaccine induces cross-reactive antibody and T cell response in healthy adults. *Clinical Immunology*, 168: 72-87.

SAINSBURY, F., LOMONOSSOFF, G. 2009. pEAQ: versatile expression vectors for easy and quick transient expression of heterologous proteins in plants. *Plant Biotechnology Journal*, 7(7): 682-93. doi: 10.1111/j.1467-7652.2009.00434.x.

SHARMA, S., DE VAL, N., BALE, S., GUENAGA, J., TRAN, K., FENG, Y., DUBROVSKAYA, V., WARD, A. WYATT, R. 2015. Cleavage-independent HIV-1 Env trimers engineered as soluble native spike mimetics for vaccine design. *Cell Rep*, 11(4): 539-50.

THUENEMANN, E., MEYERS, A., VERWEY, J., RYBICKI, E., LOMONOSSOFF, G. 2013. A method for rapid production of heteromultimeric protein complexes in plants: assembly of protective bluetongue virus-like particles. *Plant Biotechnology Journal*, 11(7), 839-46. doi: 10.1111/pbi.12076.

VALDERRAMA, A., ISAZA, R., KAFURI, L. 2005. Transformación de plantas mediada por Agrobacterium: "Ingeniería genética natural aplicada". *Rev Fac Nal Agr Medellín*, 58(1): 2569-85.

VERCH, T., YUSIBOV, V., KOPROWSKI, H. 1998. Expression and assembly of a full-length monoclonal antibody in plants using a plant virus vector. *Journal of Immunological Methods*, 220: 69-75.

VOLLENWEIDER, F., BENJANNET, S., DECROLY, E., SAVARIA, D., LAZURE, C., THOMAS, G., CHRETIEN, M., SEIDAH, N. 1996. Comparative cellular processing of the human immunodeficiency virus (HIV-1) envelope glycoprotein gp160 by the mammalian subtilisin/kexin-like convertases. *Biochem J*, 314(Pt 2): 521-32.

WANDELT, C., KHAN, M., CRAIG, S., SCHROEDER, H., SPENCER, D., HIGGINS, T. 1992. Vicilin with carboxy-terminal KDEL is retained in the endoplasmic reticulum and accumulates to high level in the leaves of transgenic plants. *Plant J*, 2(2): 181-92.

WEBSTER, D., THOMAS, M. 2012. Post-translational modification of plant-made foreign proteins; glycosylation and beyond. *Biotechnol. Adv,* 30(2): 410-8. doi: 10.1016/j.biotechadv.2011.07.015.

XU, J., TAN, L., GOODRUM, K., KIELISZEWSKI, M. 2007. High-yields and extended serum half-life of human interferon α2b expressed in tobacco cells as arabinogalactan-protein fusions. *Biotechnol. Bioeng*, 97(5): 9971008.

XU, J., LAMPORT, D., SHOWALTER, A., KIELISZEWSKI, M. 2008. The O-Hyp glycosylation code in tobacco and Arabidopsis and a proposed role of Hyp-glycans in secretion. *Phytochemistry*, 69(8): 1631-40.

TAN, L., VARNAI, P., LAMPORT, D., YUAN, C., XU, J., QIU F., KIELISZEWSKI, M. 2010. Plant O-hydroxyproline arabinogalactans are composed of repeating trigalactosyl subunits with short bifurcated side chains. *J. Biol. Chem*, 285(32): 24575-83.

YUSIBOV, V., MODELSKA, A., STEPLEWSKI, K., AGADJANYAN, M., WEINER, D., HOOPER, D., KOPROWSKI, H. 1997. Antigens produced in plants by infection with chimeric plant viruses immunize against rabies viruses and HIV–1. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94(11): 5784-8.



Instrucciones a los autores

1. **Pittieria** es la revista del Departamento de Botánica y Ciencias Básicas de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes (Mérida, Venezuela) y publica artículos científicos y notas técnicas de todos los campos de la botánica; haciendo énfasis en investigaciones realizadas en Venezuela. Es una publicación editada en formato impreso y digital; en este último caso es de acceso libre a través de la dirección online http://www.saber.ula.ve/pittieria/
2. Los artículos y notas técnicas recibidas serán sometidos a un proceso de evaluación por parte del Comité Editorial y de dos o más árbitros seleccionados entre personal especializado en el área del cual trate el artículo o la nota técnica correspondiente. Sólo serán publicados aquellos artículos o notas que cumplan con lo exigido en las instrucciones de autor de la revista y que aprueben el proceso de evaluación realizado por los consultores de arbitraje designados.
3. El comité editorial se reserva el derecho de hacer las correcciones y modificaciones necesarias al material enviado para publicación posterior a su evaluación y las corrección por parte del autor o autores, con el fin de adecuar formatos, estilos o grafías erradas; sin embargo, **Pittieria** *no se responsabiliza de errores nomenclaturales, gramaticales y de consistencia entre citas y referencias bibliográficas, siendo todos estos la responsabilidad exclusiva del autor o autores de los contenidos aquí publicados.*
4. Los artículos deben ser el resultado de investigaciones originales cuyos resultados constituyan aportes valiosos en el campo de la botánica.
5. Las notas técnicas incluyen notas de investigación, ensayos y/o revisiones de literatura enfocados hacia el campo de la botánica.
6. El proceso de recepción de trabajos se realiza en tres fases: **(A)** Envío del trabajo en formato digital o impreso para ser sometido a revisión por parte del Comité Editorial con el fin de constatar que el trabajo cumple con los requisitos exigidos por la revista en las instrucciones de autor. Una vez hecha la revisión, se le envía nuevamente a el(los) autor(es) con el fin de hacer las correcciones consideradas pertinentes por parte del Comité Editorial. **(B)** Envío, en formato impreso y digital, de tres ejemplares del trabajo con sus respectivas figuras y cuadros para ser sometido a proceso de arbitraje. Una vez recibidas las evaluaciones de los árbitros, los resultados de la misma serán enviadas a el(los) autor (es). **(C)** Envío, en un plazo no mayor a seis semanas después de haber sido remitido el resultado de la evaluación, de la versión definitiva del trabajo con las modificaciones sugeridas en el proceso de arbitraje. Una vez constatado que el trabajo cumple con las exigencias de la revista, se procederá a la aceptación del mismo para ser publicado en el número siguiente de la revista.
7. El texto debe ser escrito preferiblemente en formato .doc (Word), en hojas tamaño carta, con márgenes de 2,5 cm a cada lado, escritas con espaciamiento de 1,5 líneas y una extensión máxima de 40 páginas, incluyendo cuadros y figuras.
8. Los artículos deben llevar la siguiente estructura: Titulo, titulo en inglés, autor(es), dirección institucional, resumen (no mayor de 250 palabras), palabras clave (entre 5 y 10), abstract (no mayor de 250 palabras), keywords (entre 5 y 10), introducción, materiales y métodos, resultados y discusión, conclusiones, agradecmientos (opcional), referencias bibliográficas. Los títulos de cada sección se escribirán en letras negritas, sólo la primera letra en mayúsculas y alineados a la izquierda.
9. La información institucional se presentará colocando el nombre de la dependencia a la cual está adscrito el autor, institución, ciudad, país y dirección de contacto electrónica (por ejemplo: Departamento de Botánica y Ciencias Básica. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. login@dominioinstitucional). En caso de más de un autor, cada uno será identificado con un superíndice numérico al lado derecho del apellido y la información institucional debe iniciarse colocando el valor del superíndice asignado.
10. El titulo no debe exceder de 16 palabras, se escribirá en letras mayúsculas y negritas, Times New Roman, tamaño 14 y centrado. El titulo en inglés se escribirá en letras Times New Roman 12, en negritas

y con sólo la primera letra en mayúscula. Para el resto del texto se utilizará letra Times New Roman 12, excepto la información institucional la cual será escrita en Times New Roman 10. En el caso de los nombres científicos se utilizarán letras cursivas.

11. Unidades de medidas y símbolos. Se utilizará el sistema métrico decimal y el sistema internacional de unidades (SI). Los símbolos de unidades de medida no llevan punto y están separados por un espacio de los valores numéricos que le anteceden. Cuando las unidades de medida se escriben con su nombre completo se deben emplear letras minúsculas (centímetro, metro, litro…).

12. En el caso de presentarse claves dicotómicas, por razones de edición y montaje, estas deben ser de tipo paralelo o pareadas, nunca dentadas. *De no cumplirse estas condiciones, se reserva el derecho de aceptación del material.*

13. Cada cuadro y figura deben ser presentados en archivos individuales y deben estar correctamente identificados. En el caso de imágenes digitales, se requiere que sean enviadas en formato .jpg, .png o .tif, con una resolución mínima de 300 dpi y no menores en ninguna de sus dimensiones a 2.000 pixels/pulgada. Adicionalmente, cualquier figura o cuadro que se presente debe estar citado en el texto. En caso de ilustraciones de origen vectorial (aplicaciones CAD o similares) se requiere sean enviadas en su formato original (por ejemplo, .dwg, .ai). *De no cumplirse estas condiciones, se reserva el derecho de aceptación del material y en todo caso la revista no se hace responsable de la calidad de la reproducción final de las ilustraciones y fotografías.*

14. Las citas bibliográficas en el texto se regirán por el siguiente esquema: **(A)** Un autor: Contreras (2009) o (Contreras, 2009), dependiendo del contexto donde se encuentre ubicada. **(B)** Dos autores: Contreras & Hernández (2009) o (Contreras & Hernández, 2009), dependiendo del contexto donde se encuentre ubicada. **(C)** Más de dos autores: Contreras *et al.* (2009) o (Contreras *et al.*, 2009), dependiendo del contexto donde se encuentre ubicada. Cuando dos o más citas aparecen seguidas, deberían listarse desde la más reciente a la más antigua.

15. La presentación de las referencias bibliográficas se hará por orden alfabético y de acuerdo al siguiente esquema:

(A) Libros:

VELÁSQUEZ, J. 1994. *Plantas acuáticas vasculares de Venezuela*. Universidad Central de Venezuela. Caracas. 992 p.

(B) Capítulos de libros:

HUBER, O. 1995a. History of Botanical Explorations. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*. Volume 1. Introduction (P. E. Berry, B. K. Holst and K. Yatskievych, eds.), pp. 63-96. Missouri Botanical Garden, St. Louis, MI, USA.

(C) Artículos de revistas:

STERN, W. 1957. Guide to institutional wood collections. *Tropical Woods* 106: 1-29.

(D) Tesis o trabajos de ascenso:

PÉREZ, A. 1969. *Estructura anatómica de 37 maderas de la Guayana Venezolana y clave para su identificación*. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Escuela de Ingeniería Forestal. Mérida, Venezuela. 122 p. (Trabajo de ascenso).

(E) Publicaciones on line:

WILSON, H. D. 1996. *Field Systematic Botany: Pteridophytes (Ferns and Allies) An Overview*. http://www.csdl.tamu.edu/FLORA/fsb/fsbfern1.html (Jul. 03, 1996). Department of Biology Herbarium, Texas A&M University. Texas, USA.

INTRUCTIONS TO THE AUTHORS

1. **Pittieria** is the journal of the Departamento de Botánica y Ciencias Básicas of the Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales of the Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela; it is intended to serve as a publishing media for the institution members but open to external researchers work. The journal publishes scientific papers and technical notes regarding any botany related field, with emphasis on the research carried on Venezuela. It is annual in periodicity and published in either printed and digital formats, the last one of free access at http://www.saber.ula.ve/pittieria/
2. Submitted papers and notes are subject to evaluation by the Editorial Committee plus two or more specialists in the field of the works. Only those works that fulfill the journal requirements and pass the evaluation process will be published.
3. The editorial committee holds the rights to correct and modify according to necessity all the submitted material, after the review process if formatting, styles, and writing defects are found; nonetheless **Pittieria** *is no responsible of nomenclatural misspellings, grammar and consistency errors between citations and their references, these being solely the author or authors responsibility.*
4. Papers must be the outcome of original research which results constitute a valuable contribution in the field of botany.
5. Technical notes are short communications, essays and/or literature reviews focused on botany.
6. Admission of works occur in three stages: **(A)** submission of work either digitally (pittieria@ula.ve) or printed (Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Departamento de Botánica y Ciencias Básicas, Revista Pittieria, Mérida, Venezuela, Código Postal 5101) for evaluation by the Editorial Committee to verify it accomplishes the requirements of instructions. Once evaluated, it is returned to the author o authors for them to make any corrections suggested by the Editorial Committee. **(B)** Submission of three complete copies of the work, digitally or printed, for arbitration. Once received the results of arbitration, they will be sent back to the author(s). **(C)** Submission of the final version of work with the modifications suggested during arbitration, within the next six week after the results of arbitration were sent back. Once verified the accomplishment of all the requirements of the journal, the work will be accepted for publication on the next journal issue.
7. Text must be preferably submitted in .doc format (Word), American-letter size, margins of 2,5 cm each, line spacing of 1,5, and up to 40 pages in length including figures and tables.
8. Papers must have: Title in Spanish, an English title under the Spanish title, author(s) name(s), he, she, their institutional addresses, abstract in Spanish (up to 250 words), Spanish keywords (5 to 10), English abstract (up to250 words), English keywords (5 to 10), introduction, materials and methods, results, discussion of the results, conclusions, acknowledgements (optional), and references quoted. Each section titles must be in bold-face letters, only first letter capital, left justified.
9. Institutional information must be written according to the following: name of the author's adscription dependency, institution, city, country, and electronic contact information (as an example: Department of Botany, MRC 166, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C. 20013-7012, U.S.A. authorsname@institutionaldomain). When there is more than one author, each must be identified with a numeric super-index to the right side of the author's surname and the institutional information must start with the corresponding super-index.
10. Texts must be written in Times New Roman font. The title must not exceed 16 words, written in size 14 bold-face capital letters, centered. English title must be written in size 12 bold-face letters, only first letter capital, centered. Institutional information must be in plain letters, size 10. Remaining texts must be size 12. Scientific names must be written in italics.

11. Measurement units and symbols. The decimal metric system and the International Units System must be used. Units' names abbreviations do not end with period and have to be separated by a space from the value they identify. When the complete name of any unit is given it should be lower case (centimeter, meter, liter,…).

12. In the case of presenting dichotomic key, due to editing and layout issues, the keys must be of the linked type NOT nested. *If author or authors fail to observe these conditions, the editors reserve the right to accept the material.*

13. Each table and figure must be submitted as individual files correctly identified. In case of digital raster-type images, .jpg, .png or .tif are the preferred formats, with a resolution of 300 dpi, no less than 2.000 pixels/inch in size the smallest side. Vector illustrations (produce of CAD applications or similar) must be submitted in their original format (i.e. .dwg, .ai). Any figure or table that is submitted must be cited on the text. *If author or authors fail to observe these conditions, the editors reserve the right to accept the material and in any case the journal is not responsible for the quality of the final reproduction of the illustrations and photographs.*

14. Citations on the text body must be according to the following: **(A)** One author: Contreras (2009) or (Contreras, 2009), depending on the context where located. **(B)** Two authors: Contreras & Hernández (2009) or (Contreras & Hernández, 2009), depending on the context where located. **(C)** More than two authors: Contreras et al. (2009) or (Contreras et al., 2009), depending on the context where located. When two or more citations appear together, these should be listed from the recentmost to the oldermost one.

15. References will be shown in alphabetical order and according to the following:

(A) Books:

VELÁSQUEZ, J. 1994. *Plantas acuáticas vasculares de Venezuela*. Universidad Central de Venezuela. Caracas. 992 p.

(B) Books chapters:

HUBER, O. 1995a. History of Botanical Explorations. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*. Volume 1. Introduction (P. E. Berry, B. K. Holst and K. Yatskievych, eds.), pp. 63-96. Missouri Botanical Garden, St. Louis, MI, USA.

(C) Articles in magazines or journals:

STERN, W. 1957. Guide to institutional wood collections. *Tropical Woods* 106: 1-29.

(D) Thesis or similar:

PÉREZ, A. 1969. *Estructura anatómica de 37 maderas de la Guayana Venezolana y clave para su identificación*. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Escuela de Ingeniería Forestal. Mérida, Venezuela. 122 p. (Trabajo de ascenso).

(E) On line publications:

WILSON, H. D. 1996. *Field Systematic Botany: Pteridophytes (Ferns and Allies) An Overview*. http://www.csdl.tamu.edu/FLORA/fsb/fsbfern1.html (Jul. 03, 1996). Department of Biology Herbarium, Texas A&M University. Texas, USA.

Pittieria

LA REVISTA DEL DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA Y CIENCIAS BÁSICAS
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y AMBIENTALES. UNIVERSIDAD DE LOS ANDES

ISSN[e] **2244-8888**

